

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

**Psychophysische Messungen
zum zeitlichen Verlauf der Recalibrierung des
Ortswertes der Netzhaut während
und nach saccadischen Augenbewegungen**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Anto Kržić

1985

Aus dem Physiologischen Institut
der Freien Universität Berlin

Psychophysische Messungen zum zeitlichen
Verlauf der Recalibrierung des Ortswertes
der Netzhaut während und nach saccadischen
Augenbewegungen

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der medizinischen Doktorwürde
an den Medizinischen Fachbereichen
der Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Anto Križić

Referent: Prof. Dr. O.-J. Grüsser

Korreferent: Prof. Dr. J. Wollensak

Gedruckt mit Genehmigung der Medizinischen
Fachbereiche der Freien Universität Berlin

Promoviert am: 5. November 1985

INHALTSVERZEICHNIS

1. Zur Frage der Konstanz der Sehrichtungen während willkürlicher Augenbewegungen	1
2. Allgemeines über willkürliche Augenbewegungen	7
3. Einleitung in die Experimente	14
4. Methodik der eigenen Untersuchung	17
5. Ergebnisse	22
5.1. Die scheinbare Bewegung des Nachbildes ist von der Frequenz der Saccaden abhängig	22
5.2. Die Auswirkung der Veränderung des horizontalen Abstandes zwischen den Lautsprechern	25
5.3. Seitliche Verschiebung der Lautsprecher	34
5.4. Extrafoveales Nachbild	34
5.5. Nachbildverhalten bei akustisch ausgelösten Saccaden mit Kopfbewegungen	34
5.6. Cortical erzeugte Migräne Phosphene während akustisch ausgelöster Saccaden	35
6. Diskussion	37
6.1. Einige Anmerkungen zu Überlegungen zur Richtungs- konstanz der Raumwahrnehmung während Augenbewe- gungen	37
6.2. Deutung der experimentellen Befunde	53
7. Zusammenfassung	61
8. Auswertungsprotokolle	63
Literaturverzeichnis	121
Danksagung	134
Lebenslauf	135



Digitized by the Internet Archive
in 2026

I. Zur Frage der Konstanz der Sehrichtungen während willkürlicher Augenbewegungen

Wenn der Mensch seine Augen im Blickfeld von einer Stelle zur anderen bewegt, ohne rasche Hin- und Hersaccaden auszuführen, sieht er stationäre Objekte unbewegt, obwohl sich ihr Bild über die Netzhaut bewegt. Es ergibt sich also die Frage, wieso sich dem Menschen seine Umgebung so darstellt, wie sie ist und sich nicht zu bewegen scheint, wenn er seine Augen bewegt und daß darüberhinaus die wahrgenommenen Richtungen des Raumes konstant bleiben.

Die Tatsache der annähernden Richtungskonstanz bei Augenbewegungen hat seit Mitte des vorigen Jahrhunderts immer wieder das Interesse der Physiologen und Psychologen auf sich gezogen. Die meisten Autoren waren sich darin einig, daß die wahrgenommene Konstanz der Richtung der Sehobjekte während willkürlicher Augenbewegungen als Effekt einer vollständigen Kompensation zweier gleich großer aber entgegengesetzter Komponenten aufgefaßt werden muß. Wie ist aber eine solche Kompensation möglich, wenn sie bewirken soll, daß zwei Veränderungen, die übrigens unabhängig voneinander sind, sich gegenseitig korrigieren? Der Kompensationsmechanismus wurde in verschiedenen Theorien folgendermaßen erklärt:

1. Es lag zunächst nahe, ihn in einer sensorischen Funktion der Augenmuskeln zu suchen, zumal Tozer und Sherrington sensible Fasern im Oculomotorius, Abducens und Trochlearis 1910 festgestellt hatten. Diese in der angelsächsischen Literatur sogenannte "inflow-Theorie" geht also davon aus, daß die proprioceptive Aktivität, d.h. Impulse der Muskelspindeln oder Sehnenorgane der äußeren Augenmuskeln ins Zentralnervensystem übertragen werden, wo sie einen Beitrag zur Umstimmung des Ortswertes der Netzhaut leisten (Sherrington, 1918; Gurevitch, 1959). Bei Augenbewegungen werden nach dieser Hypothese also die afferenten Signale zum Gehirn gemeldet, welche die auf der Netzhaut ausgelösten Bewegungsmeldungen aufheben. Diese Annahme gilt heute als unhaltbar. Gegen die proprioceptive Hypothese spricht die einfache Beobachtung,

daß eine rasche passive Verschiebung des Auges eine Scheinbewegung auslöst.

2. Die "outflow"-Theorie nimmt dagegen an, daß statt einer propriozeptiven Meldung eine Abzweigung des motorischen oder prämotorischen Kommandos zur Augenbewegung als Kompensationsgröße fungiert. Die retinalen Bewegungsmeldungen werden also nicht durch afferente Signale von den bewegten Muskeln aufgehoben, sondern durch die efferenten Kommandoimpulse zu den Augenmuskeln, welche die Augenbewegungen veranlassen.

Seit E. Darwin (1796), Bell (1823), Purkyně (1825) und Helmholtz (1866) wurde die Bedeutung der prämotorischen Signale der Oculomotorik bzw. Blickmotorik für den Raumwert der Netzhaut und die Raumkonstanz der Sehdinge immer wieder diskutiert. Eine sehr allgemeine Theorie der Interaktion sensorischer und motorischer Signale hat von Uexküll in einem Modell angegeben (1920), das dem Reafferenzprinzip weitgehend entspricht. Sperry beschrieb 1950 die Kompensation afferenter und efferenter Signale unter dem Begriff der Korollarentladung ("Corollary discharge"). V. Holst und Mittelstaedt (1950) haben im Reafferenzprinzip Wahrnehmung und Motorik zu einem umfassenden theoretischen Konzept verbunden. Sie gehen davon aus, daß das mit einer motorischen Erregung gebildete Signal von dem selbstverursachten Signal der Bildverschiebung auf einer neuronalen Ebene subtrahiert wird. Auf den Impuls eines übergeordneten optischen Zentrums sendet also das "Blickzentrum" an die Augenmuskeln die Efferenz. Gleichzeitig wird diese Efferenz mit einer gewissen zeitlichen Verzögerung als Efferenzkopie zentral gespeichert. Die Reafferenz des aktiv bewegten Auges kann zwei Quellen haben:

- a.) die retinale Bildverschiebung und
- b.) die Impulse aus den Rezeptoren der Augenmuskeln, wobei nur die erste Quelle der bewußten Wahrnehmung zugänglich ist. Die von der Retina kommende Reafferenz löscht die Efferenzkopie.

In den Nachbildexperimenten (Kommerell und Klein, 1971; Kommerell und Täumer, 1972) kann experimentell eine "reine" efferente Bewegungswahrnehmung erzielt werden. Soll z.B.

ein exzentrisches Nachbild fixiert werden, so fehlt nach der Blickwendung die Reafferenz mit der Meldung der erfolgten Bildverschiebung. Die Efferenzkopie wird nicht gelöscht, sondern steigt in voller Größe als Meldung zum übergeordneten Zentrum, das seinen Impuls, das exzentrische Objekt zu fixieren, erneuert, und der Vorgang wiederholt sich.

Durch die Analyse der Sigmabewegung und des Sigma-OKN konnte die Annahme eines zentralnervösen Verrechnungsmechanismus von afferenten und efferenten Signalen, welche die blickmotorischen Kommandos repräsentieren, wahrscheinlich gemacht werden (Grüsser, Münster, 1973; Behrens, Grüsser, 1977, 78, 79; Adler et al, 1981).

3. Die willkürlichen Augenbewegungen sind nach Hering (1879) durch die einleitende Verlagerung des Aufmerksamkeitsortes charakterisiert. In der Verlagerung des Aufmerksamkeitsortes, nicht in der Ausführung der Augenbewegung ist die Ursache für die Änderung der "absoluten" Raumwerte zu suchen. Absolute Raumwerte sind nach Hering die auf den wirklichen Raum bezogenen Werte. Aufmerksamkeit definiert die Spanne der Blickbewegung und enthält die erforderliche Information für die Koordinatentransformation, d.h. für die durch die Verschiebung des Bildes auf der Netzhaut bedingte Änderung der relativen (d.h. retinalen) Raumwerte. Die Blickbewegung spielt also nur die Rolle eines durch Aufmerksamkeitswechsel veranlaßten reflektorischen Vorganges. Dazu Hering selbst:

"Die Bewegungen des Blickpunktes werden veranlaßt und geleitet durch Ortsveränderungen der Aufmerksamkeit. Zieht ein zunächst indirekt gesehenes Objekt die Aufmerksamkeit auf sich, so wird durch diesen Ortswechsel der Aufmerksamkeit und das Streben, das Objekt deutlich zu sehen, die entsprechende Blickbewegung ohne unser weiteres Zutun ausgelöst. Die Wanderung der Aufmerksamkeit setzt die Wanderung des Blickpunktes. Ehe also noch die Blickbewegung beginnt, ist der Ort, der das Ziel derselben bildet, bereits im Bewußtsein und von der Aufmerksamkeit erfaßt, und die Lage dieses Ortes im Sehraume bestimmt die Richtung und Größe der Blickbewegung. In demselben Maße aber als die

Aufmerksamkeit ihren Ort im Raume ändert, ändern sich zugleich auch die absoluten Raumwerte der Netzhaut und es wird die Richtung und Größe des Abstandes bedingt, welcher der jeweilige neue Aufmerksamkeitsort in bezug auf den alten hat.

Daß die Änderung der absoluten Raumwerte in der Tat allein von dem Ortswechsel der Aufmerksamkeit, nicht aber erst nachträglich von der dadurch ausgelösten Blickbewegung bedingt ist, wird dadurch bewiesen, dass erstere auch dann eintritt, wenn letztere anomaler Weise ausbleibt. Ist z.B. der äussere Gerade des rechten Auges gelähmt und der Kranke schliesst das linke Auge, so scheint sich ihm alles Sichtbare nach rechts zu bewegen; er unterliegt dem sogenannten Gesichtsschwindel. Sobald sich nämlich seine Aufmerksamkeit nach rechts wendet, erfahren alle Breitenwerthe der Netzhaut einen entsprechenden positiven Zuwachs, und er localisiert, da wegen der Lähmung das Auge und seine Netzhautbilder ihre Lage nicht verändern, die Sehdinge in demselben Maasse weiter nach rechts, als der Aufmerksamkeitsort nach rechts gewandert ist." (Hermann's Handbuch der Physiologie 3,1 S. 534 - 535, Leipzig, 1879).

Bei den unwillkürlichen Augenbewegungen dagegen (durch Fingerdruck oder vestibulären Nystagmus), bei denen die Aufmerksamkeit nicht einleitend wirkt, findet nach Hering keine Änderung der absoluten Raumwerte, also auch keine Kompensation statt. Deswegen führen bei diesen Augenbewegungen alle gesehenen Objekte Scheinbewegungen aus. Einen Beweis dafür, daß die Aufmerksamkeit die Augenbewegungen veranlaßt, glauben einige Vertreter dieser Aufmerksamkeits-theorie darin zu finden, daß ein trotz heftiger Augenbewegungen vor dem Beobachter ruhig stehendes Nachbild zu wandern anfängt, sobald man ihm die Aufmerksamkeit zuwendet. Dann zeigt eben das Nachbild die bisher unbemerkt gebliebenen Augenbewegungen an. (Hillebrand, 1920; vom Hofe, 1925).

4. Die Theorie von MacKay (1973) steht im Gegensatz zu v.Holsts und Mittelstaedts Reafferenzprinzip und definiert die Umweltkonstanz als eine a priori gegebene Grundbefindlichkeit des Organismus. Wahrnehmungen und Handlungen werden nach diesem zentral repräsentierten Umweltbild gesteuert und Sinnesmeldungen in ein sensorisches Umweltmodell eingeordnet. Das Gehirn befindet sich in einem Bereitschaftszustand (state of readiness), um auf das jeweils Wahrgenommene adäquat motorisch in entsprechender Richtung zu reagieren. MacKay betont, daß rasche Bildverschiebungen der Retina auch ohne Augenbewegungen ähnliche Wahrnehmungsveränderungen verursachen, wie sie bei schnellen Blickzielbewegungen auftreten. Er vergleicht, wie Purkyně 1825, Tastbewegungen der Hand mit der optischen Abtastung der Umwelt. Wenn die Hand einen festen Gegenstand befühlt, so machen die dadurch aktiv ausgelösten bewegten Hautreize beim Streichen über die Oberfläche keine Bewegungsillusion, da wir den Objektwiderstand erwarten. Wie wir mit der Hand ein festes Objekt fühlen, so sehen wir bei Blickbewegungen eine stabile Umwelt.

Die Schule von V.v.Weizsäcker (1933, 1943) geht davon aus, daß sensible und motorische Leistungen, Sehen und Augenbewegungen einen einheitlichen biologischen Akt bilden, der durch die jeder Störung als Kraft entgegenwirkende "Kohärenz" innerlich zusammengehalten wird. Der Ausdruck dieser Kohärenz, z.B. die Bewegung mit der das Auge dem bewegten Objekt folgt, wobei die Bewegung gleichzeitig wahrgenommen wird, ist nach v.Weizsäcker überhaupt nicht erklärungsbedürftig. Eine Erklärung verlangen nur die durch Zerreißen der Kohärenz herbeigeführten Zustände. Diese sind als Störungen des Gleichgewichts im biologischen Raum aufzufassen. Es gibt keine Grenze zwischen Subjektivem und Objektivem und daher auch keine Grenze zwischen Sehraum und wirklichem Raum. "Wir sind nicht nur in Raum und Zeit, sondern Raum und Zeit sind auch in uns, und darum gibt es einen notwendigen Zusammenhang zwischen der inneren und äußeren Bewegung" (V.v.Weizsäcker, Wahrheit und Wahrnehmung, 1943).

Die meisten anderen Erklärungen über die Konstanz der Sehrichtungen bzw. die Konstanz des extrapersonalen Raumes

während willkürlicher Augenbewegungen lassen sich aus den ersten drei besprochenen Ansätzen ableiten (Dittler, 1921; Köllner, 1923; Hoffmann, 1925; Göthlin, 1927; Fischer und Kornmüller, 1930), wobei betont werden muß, daß sich alle diese Erläuterungen nicht oder nur ansatzweise durch Modelle erklären lassen, die mathematisch abbildbar sind. Meist werden verbale Konstrukte als Erklärungsmöglichkeiten angeboten. Dies liegt u.a. daran, daß die bisher vorliegenden Beobachtungen zur Konstanz der Gehrichtungen bzw. der Raumwahrnehmungen nur qualitativer Art waren und daher zur Erklärung keine präziseren Formulierungen notwendig waren. Eine Ausnahme macht in gewisser Weise das Modell der Efferenzkopie (v.Uexküll, von Holst und Mittelstaedt, Sperry), in dem eine lineare Interaktion zwischen Reafferenz und Efferenzkopie gefordert wird, wobei allerdings die zeitlichen Bedingungen dieser Interaktion, auf die es in der vorliegenden Arbeit besonders ankommt, nicht berücksichtigt werden.

2. Allgemeines über willkürliche Augenbewegungen

Fixiert man ein sehr kleines Objekt auf einem "leeren" Hintergrund mit hoher Präzision, wozu einige Übung notwendig ist, so beginnt sein Bild als Folge der Lokaladaptation der Netzhaut bald undeutlich zu werden. Gleitet der Blick dagegen über den Gegenstand hin, was mit raschen saccadischen Augenbewegungen erfolgt, so wird das Netzhautbild eines Objektes stets auf andere Teile der Retina verschoben. Augenbewegungen haben also nicht nur den Sinn, bewegte Objekte zu verfolgen und den Blick neuen Gegenständen zuzuwenden, sondern sorgen auch für die Aufrechterhaltung der Seheindrücke überhaupt.

Den Grundgedanken jeder Theorie über die Entstehung der Seheindrücke bildet die Annahme, daß die Augenmotorik und optische Wahrnehmung in dem Maße miteinander verknüpft sind, als der blickmotorische Apparat Voraussetzungen dafür schafft, daß wir die Vorgänge in unserer Umwelt verfolgen und trotz Eigenbewegung den Kontakt zu den Sehdingen aufrechterhalten können. Die Augenbewegungen erregten daher schon früh das Interesse der Sinnesphysiologen. Die Geschwindigkeit der Augenbewegungen während der Saccaden hatte Lamansky im Labor von v. Helmholtz schon 1869 gemessen, wobei intermittierende Lichtreize benutzt wurden. Aus der Zahl der sichtbaren kurzen Bilder kann mit dieser Methode die Augengeschwindigkeit ermittelt werden. Lamansky hat allerdings zu hohe Werte gefunden.

Die erste systematische Einteilung der Augenbewegung nahm Dodge im Jahre 1903 vor, wobei er langsame Folge- und Kompensationsbewegungen von schnellen Blicksprüngen unterschied. Purkyne (1825) nannte die Folgebewegungen beim Nystagmus "unwillkürliche" Augenbewegungen die raschen Saccaden dagegen "willkürliche", oscillierende Bewegungen. Spätere Untersucher wie z.B. Diefendorf (1908), Marx, Trendelenburg (1911), Oehrvall (1912), Gertz (1914), Cords (1923, 1930), Borries (1926), Kestenbaum (1930) vertieften und er-

weiterten das Wissen auf diesem Gebiet. In neuerer Zeit wurden die Untersuchungen der Oculomotorik mit moderner Ableitungs- und Registriertechnik wieder aufgenommen (Jung, 1939, 1953, 1968, Westheimer, 1954, Mackensen, 1958, Collewijn, 1982) und ihre Bedeutung für die optische Wahrnehmung und die Raumkonstanz der Sehdinge untersucht.

Inzwischen gehört es zum Lehrbuchwissen, daß beim Verfolgen eines bewegten Objektes in der Umwelt sich zwei grundsätzlich verschiedenartige Formen von Bewegungen der Augenmuskeln überlagern: 1. die kontinuierliche, gleitende Augenbewegung 2. die saccadierte Augenbewegung (diskontinuierliche Rucke). Es ist weiterhin geläufig, daß in der Regel alle willkürlichen uns noch so glatt erscheinenden Augenbewegungen, mit denen wir z.B. eine ruhende Kreisfigur "umfahren", ruckartig erfolgen. Augenfolgebewegungen treten dagegen in zwei Fällen auf:

- A) wenn der Kopf ruht und die Augen einem bewegten Objekt folgen,
- B) wenn der Kopf oder Körper sich bewegt und die Augen diese Bewegung, indem sie die ruhenden Umweltgegenstände zu fixieren suchen, durch gegenläufiges Gleiten kompensieren.

Die Saccaden erfolgen außerordentlich rasch; ihre Dauer beträgt 20 bis 80 ms, ihre Winkelgeschwindigkeit liegt bei großen Saccaden über 600 °/s. Irrtümlich wurde immer wieder behauptet, daß eine bewußte Wahrnehmung während der Saccaden nicht stattfinden könne (Holt, 1903; Jung, 1953) (S. Diskussion). Das oben erwähnte Experiment von Lamansky widerlegt dies. Eventuell ist die Wahrnehmungsschwelle während einer Saccade geringfügig erhöht, was allerdings auch durch Metakontrast erklärt werden könnte, zumal eine rasche Bewegung des gesehenen Musters ähnlich wie eine Saccade ebenfalls eine Schwellenerhöhung bewirkt (MacKay, 1970). Bewegungskorrekturen können während der Saccaden nicht erfolgen; erst nach Beendigung der Ruckbewegung ist nach weiteren 160 - 180 ms eine visuell kontrollierte Lageänderung des Augapfels

möglich. Die Saccaden können als Operationen eines "Abtastsystems" mit einer Tastperiode von ungefähr 0.2 - 0.3 s aufgefaßt werden.

Neuere Untersuchungen an den Strukturen des Hirnstammes, die für saccadische Augenbewegungen verantwortlich sind, lassen im prämotorischen Apparat eine Anordnung vermuten, die im wesentlichen zwei neuronale Netzwerke enthält: einen Integrator und einen Pulsgenerator.

Cohen und Komatsuzaki (1972) waren die ersten, die den physiologischen Beweis für die Existenz eines Neuronenpools erbrachten, der zeitlich prämotorische neurale Befehle integriert. Sie fanden heraus, daß eine Stimulierung der paramedianen Zone der PPRF bei Affen konjugierte, ipsilaterale, horizontale Augenbewegungen hervorruft.

Später wurde festgestellt, daß das optokinetische System auch einen Augengeschwindigkeitsbefehl liefert, der am Integrator mit vestibulären Befehlen beteiligt ist (Waespe, Henn, 1977, a,b). Das Konzept eines neuralen Integrators in der prämotorischen Hirnstammbahn wird weitgehend akzeptiert, aber seine anatomische Lokalisation und Wirkungsweise sind noch ungeklärt.

Davon ausgehend, daß Sehen und saccadische Augenbewegungen räumlich in den gleichen Strukturen organisiert sind und daß die Berechnung eines Saccadenvektors allein auf retinale Fehler basiert, versuchte Robinson (1973) in einem räumlich-zeitlichen Modell des saccadischen Systems die komplizierten Phänomene in der saccadischen Kontrolle darzustellen. Das beste Argument zur Stütze dieses sog. retinozentrischen Modells wird von der funktionellen Organisation des Colliculus Superior geliefert.

Schiller und Koerner (1971) stellten die Hypothese auf, daß der Colliculus Superior die Lokalisation eines visuellen Zieles relativ zur Fovea codiert und eine Saccade produziert, durch die die Fovea das Ziel erreicht. Das Erscheinen eines Zieles würde z.B. 20° rechts der Fixierung eine Entladung der oberflächlichen Schichten visueller Neurone in einer bestimmten Region des Colliculus Superior hervorrufen. In dieser Art wird der retinale Fehler durch den Sitz der Aktivität in der retinotopen Karte der oberflächlichen Schichten repräsentiert.

Von der Entladung der visuellen Neurone in den oberflächlichen Schichten, die den retinalen Fehler codieren, wird angenommen, daß sie die Neurone der darunterliegenden Schichten des Colliculus Superior aktiviert, die sich über 100 ms vor der Saccade entladen und ein Crescendo erreichen, wenn die Saccade startet.

Die Vermutung liegt hier nahe, daß die Information über die Lokalisation des visuellen Stimulus in einem räumlichen Lager gehalten wird, wo sie den von anderen Gehirnteilen kommenden Befehl abwartet, der sie in die oculomotorischen Zentren weitergibt. Die freigesetzte Botschaft ist räumlich klar codiert. Der Pulsgenerator enthält die Information über die Saccaden-größe und über die Lokalisation im visuellen System, von dem sie ausgeht. Robinson (1973) nimmt daher die Existenz eines neuronalen Netzwerks caudal des Mesencephalon an und bezeichnet dieses als einen räumlich-zeitlichen Translator (s.Abb. 1).

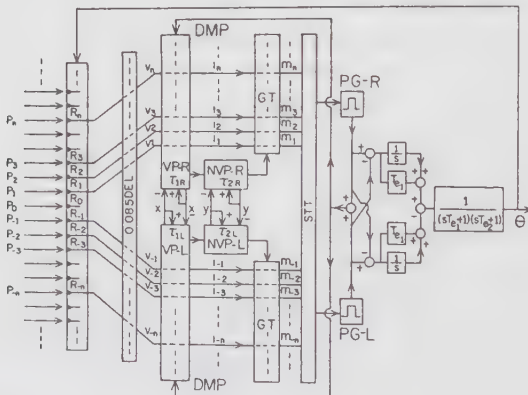


Abb. 1: Räumlich-zeitliches Modell des saccadischen Systems (Robinson, 1973)

Abb. 1 zeigt ein grobes Modell, das diese Ideen umfaßt. Die Retina ist in viele Orte aufgeteilt ($\dots R_{-2}, R_{-1}, R_0, R_1, \dots$), auf denen in erster Position Ziele von räumlichen Orten projiziert werden ($\dots P_{-2}, P_{-1}, P_0, P_1, P_2, \dots$). Wann immer sich

die Augen bewegen, gleitet die Reihe der retinalen Orte (R_n) in Abhängigkeit von den äußeren Orten (P_n) bis zum Betrag 0. Die 50 ms Verzögerung vor Erscheinen der visuell hervorgerufenen Aktivität in zentralen visuellen Strukturen und die 35 ms Verzögerung zwischen collicularer Stimulation und einer Saccade bedingen eine 85 ms Minimum-Reaktionszeit für eine Augenbewegung. Diese totale Verzögerung wird in einem einzigen Element zusammengefaßt, 0,085 DEL. Die Signale (V_n) repräsentieren Neuronenaktivität in der Area Striata und den oberen Schichten des Colliculus Superior. VP-L und -R repräsentieren den visuellen Prozeß dieser räumlich-zeitlichen Information in der linken und rechten Hemisphäre. Es wird angenommen, daß dieser Prozeß τ_1 ms dauert. Wenn das System das Ziel erkannt und lokalisiert hat, hält es die Information räumlich (i_n) und informiert höhere Zentren, NVP-R und -L, die nicht visuelle Daten verarbeiten, und erhält eine Entscheidung in τ_2 ms. Diese Entscheidungen können damit zusammenhängen, ob nicht visuelle Stimuli anzeigen, welche Aktion vor der Saccade Vorrang haben soll. Diese Entscheidung sperrt (GT) die räumlich gehaltene Zielpositionsinformation (eine der i_n Linien), und die Aktivität geht zu einer der räumlich verschlüsselten motorischen Befehlslinien (m_n). Neuroanatomisch können die Signale (i_n) der neuronalen Aktivität in den intermediären grauen Schichten des Colliculus Superior ähnlich sein und den tectobulbären Output des Colliculus (m_n) zu oculomotorischen Zentren des Hirnstammes repräsentieren. Diese letzteren Befehle sind durch einen räumlich-zeitlichen Translator (STT) entschlüsselt. Wenn ein Ziel z.B. in R_3 erscheint und dieses schließlich Linie m_3 erregt, setzt STT den Pulsgenerator PG-R in Gang, um einen Puls zu produzieren, dessen Bereich gerade groß genug ist, eine Saccade hervorzubringen, diese bringt die Fovea, R_0 , dazu, den Punkt zu besetzen, der vorher durch R_3 besetzt war. In diesem Modell ist es nicht notwendig, eine separate Zeit- und Amplitudenkontrolle vorzuschlagen. Das Auftreten von Aktivität in Linie m_n bringt beide Information mit sich.

In seinem neuesten Modell von 1983 postuliert Robinson ein hypothetisches Netzwerk von Neuronen, das in einer linearen Reihe

wirksam wird, im Einklang mit im Hirnstamm beobachteter Einzelzellaktivität, und wie ein "undichter Integrator" mit einer Zeitkonstanten von 20 s funktioniert. Als eine Verbesserung zu seinen früheren Modellen machte er zwei grundlegende Voraussetzungen: 1. muß das Netzwerk in der Lage sein, die Komponenten seines Inputs, die die motorischen Befehle codieren, zu integrieren; 2. muß es stabil hinsichtlich der Variabilität der Parameterwerte und der Möglichkeit von Läsionen sein. Seine Analysen zeigen, daß diese Ziele durch ein lateral hemmendes Netzwerk von homogenen Neuronen erreicht werden.

Im Gegensatz zu dem retinozentrischen Modell oder der sogenannten Fovea-Hypothese der Colliculus Superior Funktion, d.h. der Annahme, daß der Saccadenvektor allein durch retinale Information bestimmt wird, wurden aufgrund der Tatsache, daß Saccaden auch durch nicht visuelle Stimuli ausgelöst werden können, z.B. akustische Signale, die in einem Kopfbezugssystem lokalisiert sind, räumliche Modelle des saccadischen Systems entwickelt. Visuelle Ziele der saccadischen Augenbewegungen werden danach hinsichtlich des Kopfes oder Körpers lokalisiert. Diese Hypothese besagt also, daß ein genaues Augenpositionssignal ständig mit retinalen Signalen kombiniert wird, um eine Repräsentation der Zielposition im Raum liefern zu können. Vereinfacht sieht so ein Modell folgendermaßen aus:

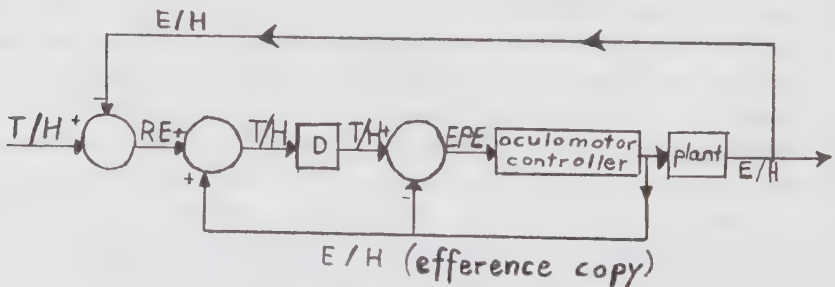


Abb. 1b: Räumliches Modell des saccadischen Systems
(nach Zee et al., 1976)

Mit feststehendem Kopf schafft das Erscheinen eines visuellen Zieles ein retinales Positionsfehlersignal (RE), das von der Augenposition in der Orbita abhängt (E/H). Ein retinaler Fehler und ein Efferenzkopie-Signal der Augenposition formen zusammen ein Signal der Zielposition in Bezug zum Kopf (T/H). Nach einer Verzögerung (D) wird die gegenwärtige Augenposition von der Zielposition in Bezug zum Kopf abgezogen, woraus ein Augenpositionsfehler resultiert (EPE), der der Vektor der Saccade ist, die gegenwärtig erforderlich ist, um das Zielbild auf die Fovea zu bringen. Wenn die Augenposition im Zeitabschnitt zwischen Berechnung des retinalen Fehlers und des Befehls, die Augen zu bewegen, wechselt, wird sich der Augenpositionsfehler vom retinalen Fehler unterscheiden; andererseits sind retinaler Fehler und Augenpositionsfehler das gleiche. In diesem Modell basieren die Befehlssignale des oculomotorischen Reglers auf einem fortwährenden Vergleich zwischen gegenwärtiger und gewünschter Augenposition.

In einigen anderen räumlichen Modellen ist die Saccade nicht vorprogrammiert oder ballistisch, - was in den retinozentrischen Modellen der Fall ist - , jedoch durch einen neuronalen Kreis auf ein Ziel gerichtet, der ständig aktuelle und gewünschte Augenposition vergleicht.

Die Wahrscheinlichkeit eines räumlichen Modells des saccadischen Systems konnte kürzlich durch die ebenfalls im Colliculus Superior nachgewiesene Existenz eines retinalen Fehlersignals, einer Repräsentation des Augenpositionsfehlers und eines motorischen Befehls, der die Augenposition berichtigt, unterstützt werden (Mays & Sparks, 1980).

3. Einleitung in die Experimente

"Und wenn wir in die Sonne oder in einen hellen Gegenstand sehen und danach die Augen schließen und den Blick geradeaus richten, so sehen wir ein Abbild von derselben Farbe, wohin wir das Zentrum der Blickrichtung auch bewegen." So schrieb Aristoteles in seiner Abhandlung "Über Träume". Er machte offenbar als erster die Beobachtung, daß sich das foveale Nachbild im extrapersonalen Raum zu bewegen scheint, wenn die Blickrichtung durch willkürliche Saccaden oder Augenfolgebewegungen verändert wird.

Ein langdauerndes Nachbild kann als ein optischer Reiz betrachtet werden, der auf der Retina stabilisiert ist. Führt man im Dunkeln eine große Saccade aus und betrachtet hierbei gleichzeitig ein foveales Nachbild, so stellt man fest, daß subjektiv zwischen der wahrgenommenen Zeit der saccadischen Augenbewegung und dem "Ankommen" des Nachbildes am Zielort eine Verzögerung wahrzunehmen ist. Das Nachbild scheint der Augenbewegung hinterherzulaufen. Offensichtlich korrespondiert die Scheinbewegung des Nachbildes oder sein Positionswechsel mit der Raumwertveränderung auf den retinalen Koordinaten während willkürlicher Augen- oder Blickbewegungen. Dieser Recalibrierungsprozeß steht nicht notwendigerweise in linearer Korrelation zu der tatsächlichen Blickrichtung (Bell, 1823; Purkyně, 1825; Hering, 1861).

Die Nichtlinearität zwischen den Koordinaten des extrapersonalen Raumes einerseits und den Ortswerten der retinalen Koordinaten andererseits wurde unter verschiedenen Gesichtspunkten festgestellt. Eine moderne Untersuchung über die "Umstimmung der retinalen Raumwerte" während willkürlicher horizontaler Augenbewegungen, ausgehend von den Ansätzen des Reafferenzprinzips, der Aufmerksamkeitstheorie und der Theorie MacKays interpretiert die Raumwertveränderungen als "Wanderung" eines lokalisatorischen Bezugssystems über ein zentralnervöses Projektionsfeld der Retina. Diese Wanderung wird eingeleitet und angeführt durch ein rasches Einschwingen der Koordinaten des

Zielpunktes der Blickbewegung in die Fovea (Bischof und Kramer, 1968). Für diese Auffassung spricht auch die Tatsache, daß visuelle Neurone auf höherem Niveau jeweils nicht an einem Punkt, sondern einem ausgedehnten Gebiet der Netzhaut ("receptive field") erregt werden können (Grüsser, Grüsser-Cornehls, 1969). Da sich die receptiven Felder mannigfach überdecken, entspricht der konvergenten Erregungsleitung zugleich eine divergente (Adrian, Matthews, 1927, 1928; Hubel, Wiesel, 1962, 1963, 1965), von ein- und derselben retinalen Stelle aus können also gegebenenfalls ausgedehnte kortikale Erregungsvorgänge veranlaßt werden.

Die älteren Interpreten, die oft dasgleiche oder sehr Naheliegendes wahrgenommen hatten, dachten jedoch an eine vermittelnde Tätigkeit des Augenmuskelapparates, unbewußter Muskelkontraktionen oder des Muskelinnervationsgefühls und folgten hierbei den Ausführungen v.Helmholtz's, die er in seiner Physiologischen Optik (1866) entwickelt hatte. Die Umwertung der retinalen Raumwerte erfolgt mit einer gewissen Trägheit, so daß sie bei sehr raschem Hin- und Herblicken der Augen nicht die Zeit hat, sich voll zu entfalten, während sie sich nach einer einmaligen raschen Augenbewegung ganz entwickeln kann (Hoffmann "Die Lehre vom Raumsinn", 1925). Diese Umwertung wird also erst fertig, wenn der Blick auf dem neuen Fixationspunkt zur Ruhe kommt. Bewegt er sich sofort wieder zurück, ehe die Umwertung abgeschlossen ist, so sieht man die äußeren Objekte in Scheinbewegungen ("Oscillopsie" Purkyně, 1825).

Wenn man die Art der Bewegung des Nachbildes während willkürlicher Saccaden beachtet, kann man leicht zwei Phänomene beobachten: Während großer Saccaden wird die Bewegung des Nachbildes unklar und man hat eher den Eindruck eines Lagewechsels des Nachbildes als den einer kontinuierlichen Bewegung. Bei kleinen Saccaden ($< 10^\circ$) werden dagegen ganz deutliche sprunghafte Nachbildbewegungen gesehen. Darüberhinaus gewinnt man den Eindruck, daß das Nachbild seine Lage sehr viel langsamer als der Blickmittelpunkt wechselt.

Vom Wechsel des tatsächlichen Mittelpunktes der Blicklage scheint die Anpassung der Raumwerte auf den retinalen Koordinaten während und nach saccadischen Augenbewegungen abhängig zu sein. Dieser Gedanke ist zuerst von Purkyně beschrieben worden, der beobachtete,

daß sehr schnelle Hin- und Hersaccaden zur Scheinbewegung der festen Objekte im extrapersonalen Raum führen: "Wird das Auge schnell und wiederholt auf- und abwärts bewegt, so oscilliert der Gegenstand ebenso schnell, aber umgekehrt abwärts und aufwärts; wankt das Auge horizontal von einer Seite zur anderen, so springt der Gegenstand ebenso schnell hin und her. Je schneller, je unwillkürlicher diese Bewegungen des Augapfels, desto deutlicher ist die Scheinbewegung (Purkyne, 1825 "Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne").

Um die zeitlichen Abläufe zu messen, die zur Rekalibrierung der Raumwerte der retinalen Koordinaten notwendig sind, wurde ein einfaches Paradigma für indirekte Messungen dieses Phänomens entwickelt: Horizontale Saccaden wurden in vollständiger Dunkelheit durch akustische Stimuli ausgelöst, wobei die Frequenz der horizontalen Hin- und Hersaccaden stufenweise erhöht wurde. Dabei ergab sich, daß bei einer Saccadenfrequenz von über 1.2 - 1.4 Saccaden pro Sekunde die wahrgenommenen Lageveränderungen des fovealen Nachbildes mit ansteigender Saccadenfrequenz abnahm und das foveale Nachbild sich schließlich nicht mehr zu bewegen schien, sondern ruhend im extrapersonalen Raum lag. Diese Position korrespondierte annähernd mit der Mittellage der zwei Saccadenpositionen, wenn die Saccadenfrequenz über 3.2 - 3.8 Saccaden pro Sekunde erreichte. Im folgenden wird eine quantitative Analyse dieses Phänomens beschrieben und ein Modell einer verzögert wirksamen Efferenzkopie diskutiert, durch das die experimentell gefundenen Meßergebnisse quantitativ erklärt werden können.

Köllner berichtete bereits 1923, daß willkürliche Augen- wie auch Kopfbewegungen eine entsprechende Änderung der räumlichen Richtungsbeziehungen verlieren, wenn sie schnell oszillierend ausgeführt werden. Er meinte, den Beweis geliefert zu haben, daß mit jeder Innervation für die Augenbewegung, gleichgültig ob sie willkürlich oder unwillkürlich erfolgt, eine entsprechende sensorische (raumstimmende) Valenz verbunden ist. Köllner fand, daß das foveale Nachbild bei schnellen saccadischen Hin- und Herbewegungen ruhend in einer Mittellinienposition stehenblieb.

4. Methodik der eigenen Untersuchungen

Die Experimente wurden mit 10 erwachsenen Versuchspersonen durchgeführt (zwei weiblichen, 8 männlichen im Alter zwischen 26 und 51 Jahren), die keine offenkundigen oculomotorischen oder vestibulären Beeinträchtigungen hatten und über normale Sehkraft verfügten. Eine eventuell bestehende Myopie wurde während der Einblendungszeit des Nachbildes durch Brillen kompensiert. Alle Versuchspersonen stellten sich freiwillig und unbezahlt zur Verfügung. Sechs von ihnen waren unerfahren in psychophysischen Messungen und hatten noch nie an oculomotorischen oder visuell-psychophysischen Experimenten teilgenommen. Drei von ihnen waren erfahrene Beobachter. Außer der Tatsache, daß die erfahrenen Beobachter bei etwas höheren Frequenzen saccadische Augenbewegungen vollziehen konnten, wurden zwischen erfahrenen und unerfahrenen Versuchspersonen keine Unterschiede bezüglich der Experimentaldaten festgestellt. Die unerfahrenen Versuchspersonen waren im Gegensatz zu den erfahrenen mit Zweck und Theorie des Experiments nicht vertraut. Alle Versuche fanden in einem stark abgedunkelten Raum statt. Die Versuchspersonen saßen auf einem bequemen Stuhl mit einer Kinnstütze und einem Kopfhalter, der an der Stirn und am Hinterkopf angebracht war. Mögliche Kopfbewegungen wurden auf ein Minimum reduziert (1 Grad). Die Versuchspersonen wurden angewiesen, den Kopf nicht zu bewegen. An der oberen Frequenzgrenze zwischen 3 und 4 Saccaden pro Sekunde führten jedoch die Blickbewegungskommandos unwillkürlich zu Kopfbewegungskommandos. Die tatsächlichen Bewegungen wurden aber durch den Kopfhalter eingeschränkt. Horizontale Augenbewegungen wurden mit der DC-Elektrooculographie (EOG) aufgezeichnet. Die Vorverstärkung der abgeleiteten Signale erfolgte mit einem batteriebetriebenen Zweikanal-Differenzverstärker (Ing.J.Petsch, Elektronik-Werkstatt, Institut für Physiologie der FU Berlin). Der Verstärkungsfaktor dieses Verstärkers betrug maximal 100. Drift und Offset ließen sich für jeden Kanal in einem weiten Bereich kompensieren. Um die Abgleichvorgänge für Drift und

Offset jeweils vor einer Messung vom Meßplatz aus durchführen zu können, war eine zusätzliche Fernbedienung vorhanden. Die Augenbewegungssignale wurden mit Hilfe von Ag/AgCl-Elektroden (Hellige) abgeleitet. Zur Registrierung der horizontalen Augenbewegungen wurde nach Entfettung der Haut mit Waschbenzin je eine Elektrode am temporalen Orbitalrand des rechten bzw. des linken Auges mit Kleberingen befestigt. Die Zwischenräume zwischen Elektroden und Haut wurden zur Verringerung und Stabilisierung des Übergangswiderstandes mit Elektrodenpaste (Hellige) ausgefüllt. Die Versuchspersonen wurden mit Hilfe eines Trennverstärkers mit Optokoppler vor möglichen Fehlerspannungen von der Meß- und Registriereinrichtung getrennt. Das Optokoppler-Verstärkersystem wurde von Dr. F. Behrens gebaut. Ein Tiefpaß-Filter (0-30 oder 0-100 Hz) begrenzte die obere Grenzfrequenz der Meßapparatur, wodurch störende Artefakte des Elektromyogramms der Gesichtsmuskulatur vermindert wurden. Ein monoculares Nachbild wurde durch das Fixieren einer kleinen 150 Watt DC-Birne in 100 cm Entfernung hervorgerufen.

Der Durchmesser des mit dieser Vorrichtung erzeugten Nachbildes betrug etwa 0.1 - 0.2 Grad. Dies war abhängig von der Präzision der Fixierung während der 5 - 8 Sekunden andauernden Einblendungszeit. Die Nachbilder wurden in der Dunkelheit für einige Minuten gesehen. Diese langanhaltenden, also nach Purkyně fovealen Blendungsbilder, konnten den Versuchspersonen heller als das Eigengrau erscheinen (positives Nachbild) oder dunkler (neg. Nachbild). Wenn das Nachbild verschwunden war, wurde nach einer kurzen Pause ein zweites Nachbild eingeblendet, wobei das zweite Auge Verwendung fand. Die Versuchsperson saß im Zentrum eines vertikalen Zylinders von 280 cm Durchmesser und 200 cm Höhe. An der Wand des Zylinders waren in Augenhöhe der Versuchsperson zwei Lautsprecher angebracht (Abb. 2a). Der horizontale Abstand zwischen den Lautsprechern konnte verändert werden. Dieser Abstand wird in Grad des Blickwinkels bezüglich der Versuchsperson angegeben. Drei kleine Leuchtdioden (Durchmesser 0.05 Grad), die in Augenhöhe der Versuchsperson in einem horizontalen Abstand von 19 Grad an der Wand des Zylinders angebracht waren, dienten zur Kalibrierung des EOG, die alle 30 - 50 Sekunden durchgeführt wurde.

Die Lautsprecher erzeugten 500 Hz Signale von gleicher Dauer (Abb. 4). Durch einen kleinen Unterschied der Signalübertragungscharakteristik der Lautsprecher waren die Versuchspersonen in der

Lage zu hören, welcher Lautsprecher jeweils arbeitete. Sie konnten dies nicht nur an der Lokalisation des Geräusches erkennen sondern auch an dessen Art. Die Versuchspersonen wurden aufgefordert, so schnell wie möglich auf den in Frage kommenden Lautsprecher zu blicken. Da die alternierende Reihenfolge zwischen den Lautsprechern periodisch und daher voraussehbar war, kam es bei niedrigen Alternationsfrequenzen zu anticipatorischen Saccaden. Das heißt: Die Verzögerung der Saccaden gegenüber den Lautsprechersignalen lag bei 0. In der vorliegenden Studie wurde nur Wert darauf gelegt, eine regelmäßige willkürliche Saccadenfrequenz zu erhalten. Deshalb wurde im weiteren dieser Sachverhalt vernachlässigt.

Bei niedriger Saccadenfrequenz (0.3 Saccaden pro Sekunde) sahen alle Versuchspersonen die Bewegung oder den Positionswechsel des Nachbildes. Bei so einer niedrigen Alternationsfrequenz des Stimulus wurde den Versuchspersonen die Aufgabe erklärt. Sie wurden gebeten, einen Handgriff an einem vor ihnen stehenden aus Holz gefertigten Kreissektor entlang zu bewegen. Das Ziel war es, den Handgriff in eine Position zu bringen, die mit der wahrgenommenen Endposition des Nachbildes übereinstimmte (Abb. 2a,C). Der Handgriff wurde an einem Zahnband entlang bewegt. Dieses Band diente dazu, ein am Handgriff angebrachtes Potentiometer zu drehen. So konnte die Position des Handgriffs durch Verwendung eines Potentiometers direkt aufgezeichnet werden. Eine kleine Kerbe an der Hälfte der Bahn des Potentiometers zeigte die Mittelposition an. Zusätzlich zur Aufzeichnung der Position des Handgriffs wurde schriftlich Protokoll über die verbalen Angaben der Versuchspersonen geführt. Die von den Versuchspersonen angegebene Abweichung des Handgriffs von der Mittelposition wurde als relatives Maß für die Position des Nachbildes im extrapersonalen Raum genommen. Abb. 2b zeigt die Eichung der Meßapparatur, die innerhalb des hier interessierenden Bereiches linear war (Fehler $\ll 5\%$).

Das horizontale DC-EOG, die Tonsignale und die Position des Handgriffs wurden mit einem Papier-Oszilloskopen aufgezeichnet (mit einem modifizierten Siemens Cardirex Gerät). Später wurden sie mit einem Maßstab ausgemessen. Folgende Werte wurden zur weiteren statistischen Auswertung verwendet: Alternationsfre-

frequenz der Stimuli, Alternationsfrequenz der Saccaden, algebraischer Mittelwert der Saccadenamplitude, der aus 5 - 12 aufeinanderfolgenden, akustisch ausgelösten Saccaden berechnet wurde. Weiterhin wurden Daten und Werte über die Position des Nachbildes, angegeben durch die Position des Handgriffs ausgewertet.

In der wichtigsten Experimentalreihe war die Entfernung zwischen den Lautsprechern auf 38° festgelegt. Es wurden Daten von 9 Versuchspersonen mit diesem Paradigma erhalten. Bei zwei Versuchspersonen wurde die Entfernung der Lautsprecher zusätzlich systematisch verändert. Weiterhin befanden sich bei einer Versuchsperson die Lautsprecher nicht in einer symmetrischen Position zur Mittellinie. Die Messungen dauerten für einen vollständigen Satz Daten etwa eine Stunde. Längere Experimentalsitzungen wurden vermieden, da die Versuchspersonen müde wurden.

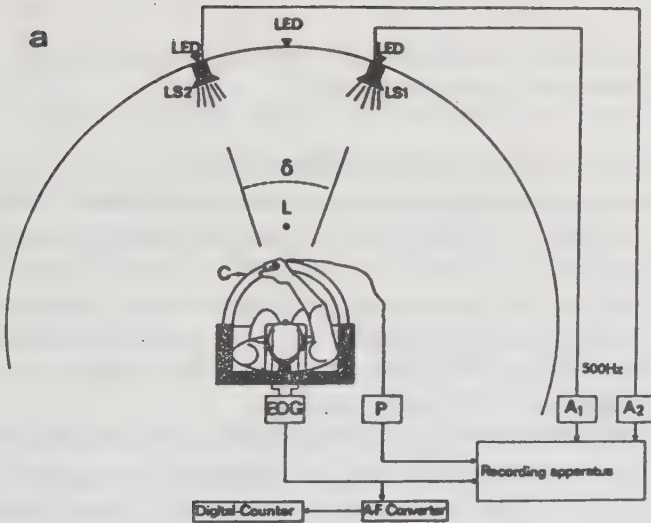
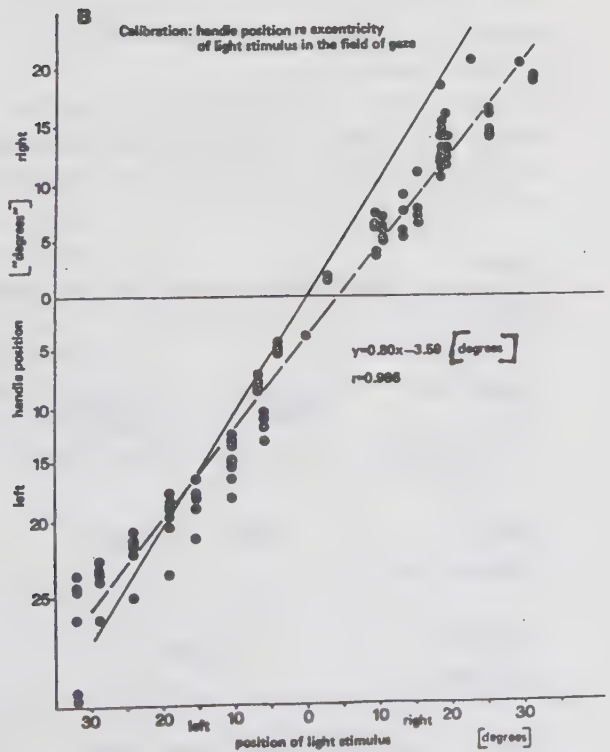


Abb.2 a Schema zum Versuchsaufbau, Erklärungen siehe Text

Abb.2 b Eichung der Meßapparatur innerhalb des Meßbereiches der subjektiven Wahrnehmung



5. ERGEBNISSE

5.1. Die scheinbare Bewegung des Nachbildes ist von der Frequenz der Saccaden abhängig

Alle Versuchspersonen beobachteten die Veränderung der Position des Nachbildes bei einer Saccadenfrequenz von 1 Saccade pro Sekunde. Sie berichteten, daß das Blickzentrum schneller auf das Ziel gerichtet war als das Nachbild, d.h. das Nachbild schien der Augenbewegung nachzuhinken (Stadium 1, Abb.3). Bei einer Saccadenfrequenz von 1.5 Sacc. pro Sekunde verringerte sich die Amplitude der scheinbaren horizontalen Nachbildbewegung (Stadium 2, Abb. 3).

Des weiteren sahen alle Versuchspersonen bei einer Saccadenfrequenz zwischen 1.6 und 2.4 Saccaden pro Sekunde zwei Nachbilder gleichzeitig auf der rechten und linken Seite, die in der räumlichen Erscheinung ihre Orte beibehielten (Stadium 3, Abb. 3). Bei weiterem Anstieg der Saccadenfrequenz von 3.2 bis 3.4 Saccaden pro Sekunde sahen alle Versuchspersonen nur ein Nachbild vor sich, das sich ungefähr in der Mitte der Augenposition einstellte.

Es konnte kein qualitativer Unterschied zwischen erfahrenen und unerfahrenen Versuchspersonen festgestellt werden (Abb. 5 und 6). Die Versuche wurden bei einem Lautsprecherabstand von 38.8° durchgeführt.

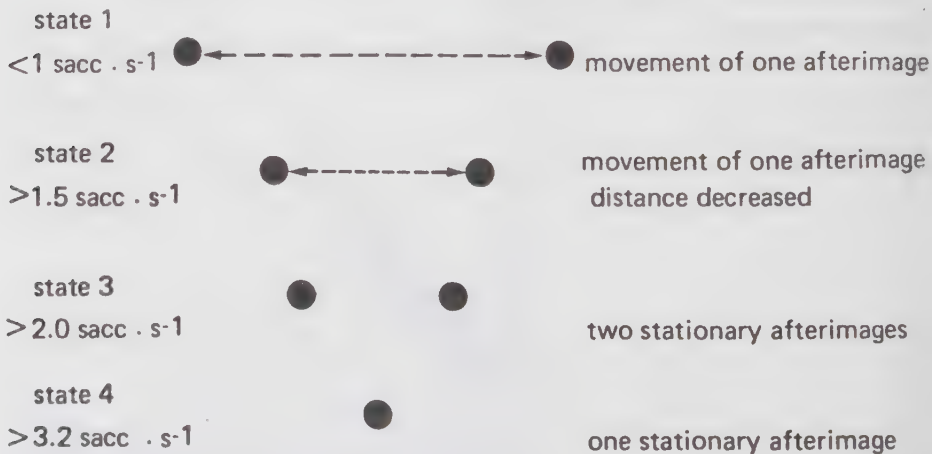


Abb. 3 Erläuterungen siehe Text

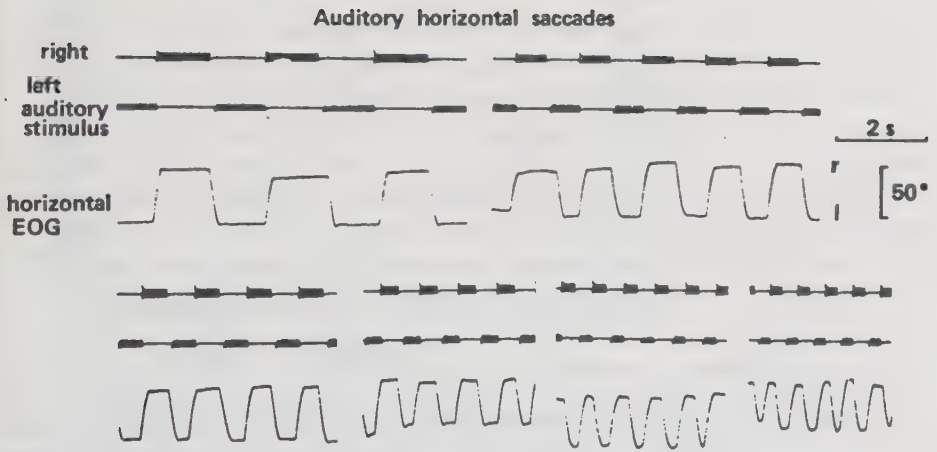


Abb. 4 Darstellung von akustisch ausgelösten Saccaden bei 6 verschiedenen Alternationsfrequenzen des Tonsignals und korrespondierenden Saccadenfrequenzen. Lautsprecherabstand 38.8° .

Die Winkelgröße der akustisch ausgelösten Saccaden ist größer als der Lautsprecherabstand (Gottschalk, Grüsser, Lindau, 1978).

Bei niedrigen Alternationsfrequenzen Auftreten von antizipatorischen Saccaden.

Kein Einfluß der Saccadenfrequenz auf die Saccadenamplitude.

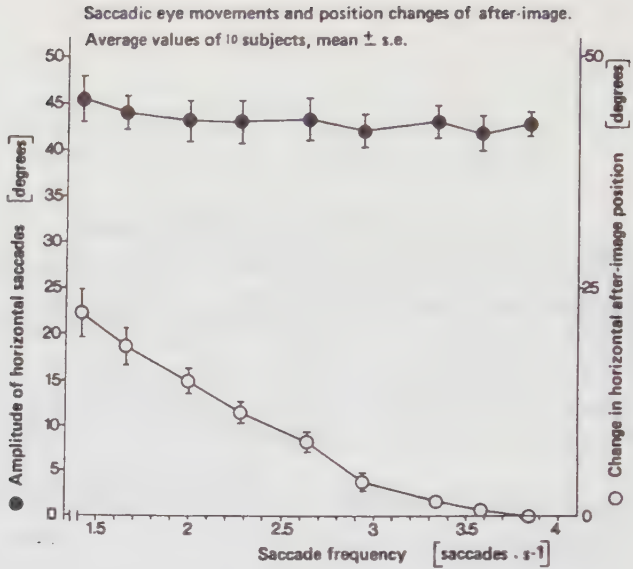


Abb. 5 Einfluß der Saccadenfrequenz auf die Amplitude der hor. akustisch ausgelösten Saccaden und den Wechsel in der horizontalen Nachbildposition. Lautsprecherabstand: 38.8°. Mittelwerte von 10 Versuchspersonen, Standardabweichung der Mittelwerte.
Einzelne Daten siehe Anhang Seite 63 - 68

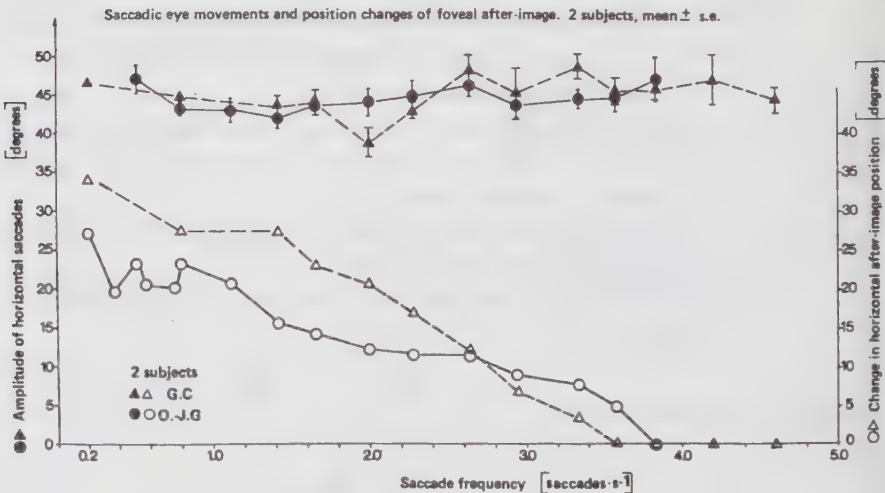


Abb. 6 Diegleiche Darstellung wie in Abb. 5 bei zwei erfahrenen Versuchspersonen

5.2. Die Auswirkung der Veränderung des horizontalen Abstandes zwischen den Lautsprechern

Alle im vorhergehenden genannten Ergebnisse wurden durch Untersuchungen bei demselben Abstand der akustischen Taktgeber gewonnen. Um das Nachbildverhalten noch eingehender untersuchen zu können, wurde bei zwei Versuchspersonen, - einer erfahrenen und einer unerfahrenen - der Lautsprecherabstand systematisch verändert, wobei 8 verschiedene Abstände von 12.87; 17.3; 25.42; 38.16; 42.33; 47.85; 55.52; 64.55 ° gewählt wurden. Es wurden etwa die gleichen Alternationsfrequenzen der Lautsprechersignale angewandt wie bei dem Standardexperiment.

Die erfahrene Versuchsperson hat insgesamt 4 Messungen (bei 8 Sitzungen) bei allen Frequenzen und Abständen gemacht, die unerfahrene 2 (bei 4 Sitzungen).

Gleich bei den ersten Versuchen wurde eine bei beiden Versuchspersonen in höchstem Maße überraschende Beobachtung gemacht, daß mit geringer werdenden Lautsprecherabständen, die Anstrengung saccadische Augenbewegungen bei einer Saccadenfrequenz von über 2 Saccaden pro Sekunde auszuführen, zunahm. Bei sich vergrößerndem Abstand zwischen den Lautsprechern und niedrigen Alternationsfrequenzen stieg die Saccadenamplitude annähernd linear mit dem Lautsprecherabstand (Abb. 7). Fast das gleiche gilt für die scheinbare Bewegung des Nachbildes.

Aus diesen Versuchen geht hervor⁺, daß die Frequenz, bei der das Nachbild sich nicht mehr mit den Saccaden zu bewegen schien kaum von der Saccadenamplitude bzw. von dem horizontalen Abstand der Lautsprecher abhängig war. Die bei dieser Versuchsanordnung erhaltenen Daten entsprechen den Daten des Standard-experiments.⁺ Alle vier Stadien der Nachbildbewegung konnten mit Bestimmtheit ebenfalls erkannt werden. Aus der Abbildung 8 a und b ist zu ersehen, daß kein Unterschied hinsichtlich der experimentellen Ergebnisse zwischen der erfahrenen und der unerfahrenen Versuchsperson festgestellt werden konnte.

⁺ Anhang S. 69 - 92

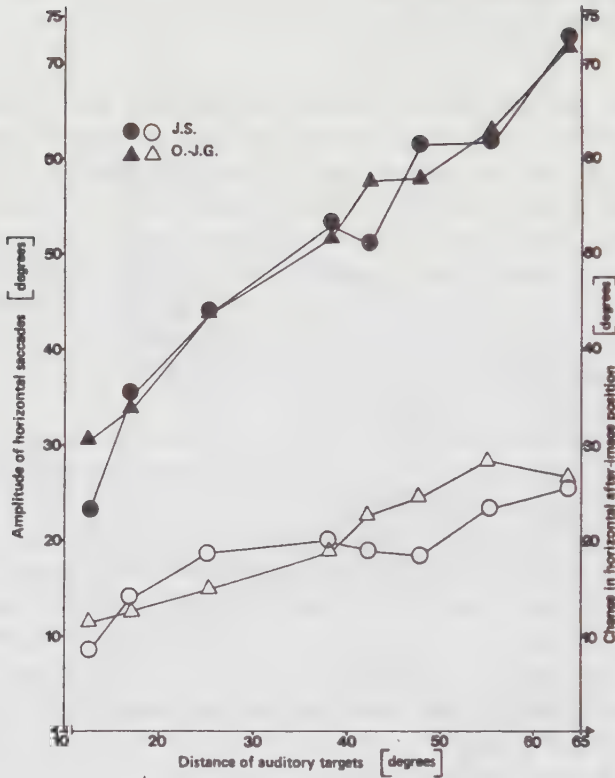


Abb.7 Einfluß der Lautsprecherabstände auf die Amplitude der horizontalen akustisch ausgelösten Saccaden und den Wechsel in der horizontalen Nachbildposition (siehe Text). Mittelwerte von 4 Messungen bei erfahrener Versuchsperson (O.-J.G.) und 2 Messungen bei unerfahrener (J.S.) bei einer Frequenz von 0.52 s^{-1} .

Einzelne Daten siehe Anhang Seite 96 - 101

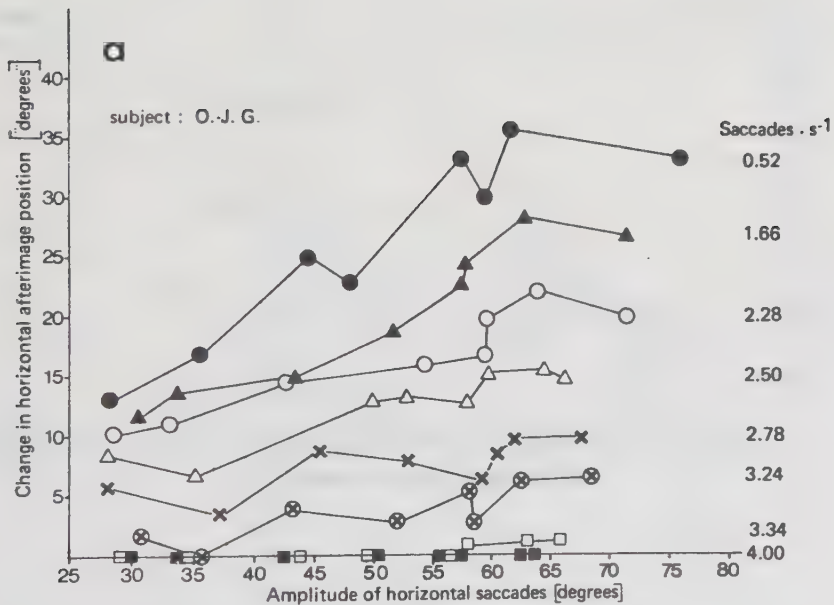


Abb. 8a

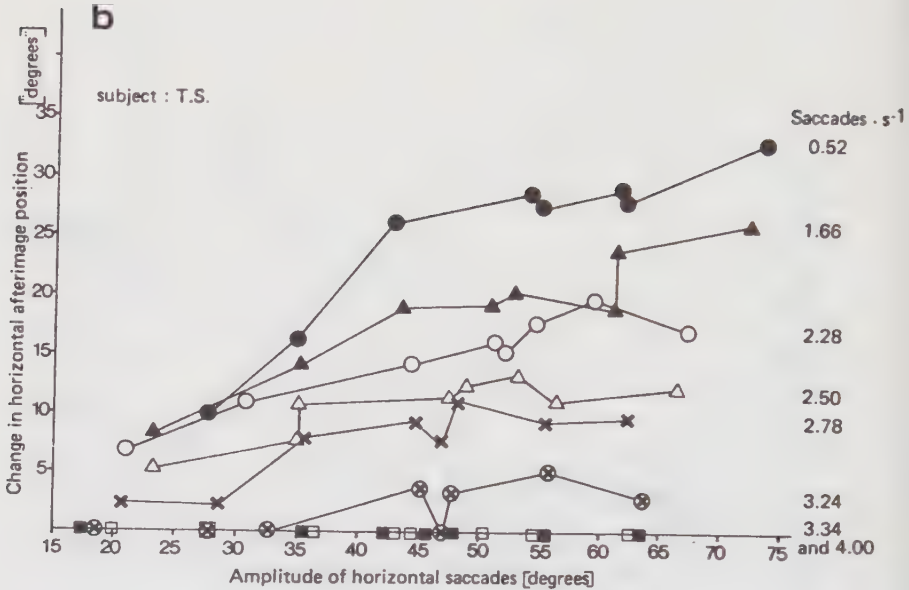


Abb. 8b In Abb. 8a und b wird der Wechsel der horizontalen Nachbildposition als Funktion der Amplitude der horizontalen Saccaden mit Saccadenfrequenzen als Parameter dargestellt. Es zeigt sich, daß bei zunehmender Saccadenfrequenz die Änderung der horizontalen Nachbildposition immer weniger von der Amplitude der horizontalen Saccaden beeinflußt ist, wobei mit zunehmender Saccadenfrequenz der Absolutwert der Änderung der horizontalen Nachbildposition kleiner wird. Einzelne Daten siehe Anhang Seite 96 - 101

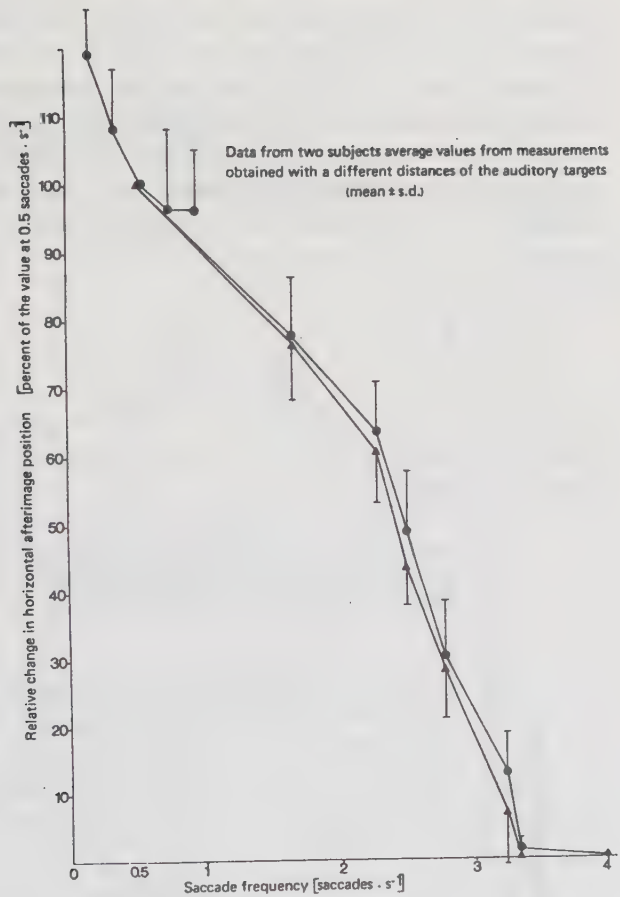


Abb. 9: Relativer Wechsel in der horizontalen Nachbildposition ausgedrückt in Prozentwerten
Einzelne Daten siehe Anhang Seite 94-95

Es läßt sich indessen unschwer zeigen, daß die Beziehung zwischen der Amplitude der horizontalen akustisch ausgelösten Saccaden A_s und dem Wechsel in der horizontalen Nachbildposition d beträchtlich von der Saccadenfrequenz beeinflußt war. Dies ist zurückzuführen auf die verminderte scheinbare Nachbildbewegung bei Saccadenfrequenzen von über 1.4 Saccaden pro Sekunde. Zwei Beispiele sind in Abb. 9a und b dargestellt. Aus dieser Beziehung wurde die jeweilige lineare Regressionsgerade berechnet:

$$d = \underline{a} A_s + b \quad (\text{Grad}) \quad (1)$$

und die Neigung $\underline{a}$ als eine Funktion der Saccadenfrequenz dargestellt (Abb.10).

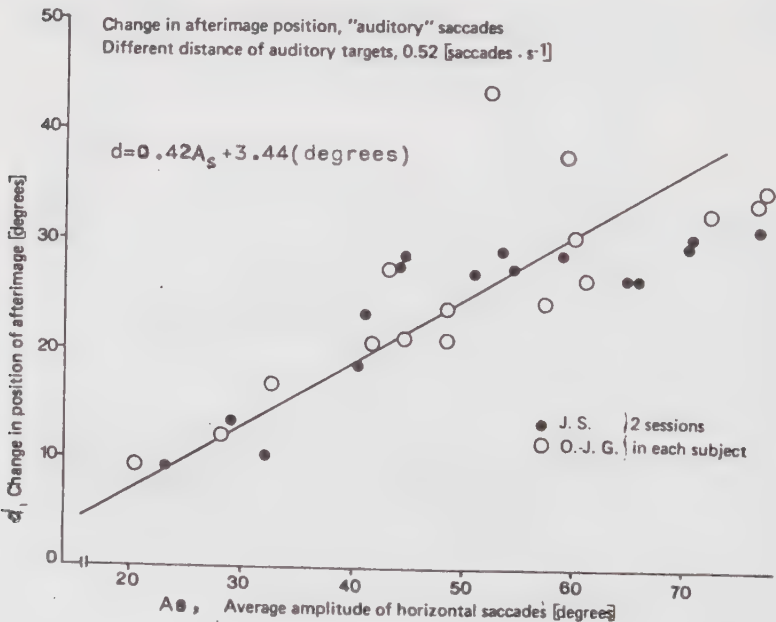


Abb. 9a Lineare Regressionsgerade von zwei Versuchspersonen mit jeweils 2 Sitzungen bei 8 verschiedenen Lautsprecherabständen und einer Saccadenfrequenz von 0.52 sacc s^{-1} (s. Text)
 $r = 0.81$

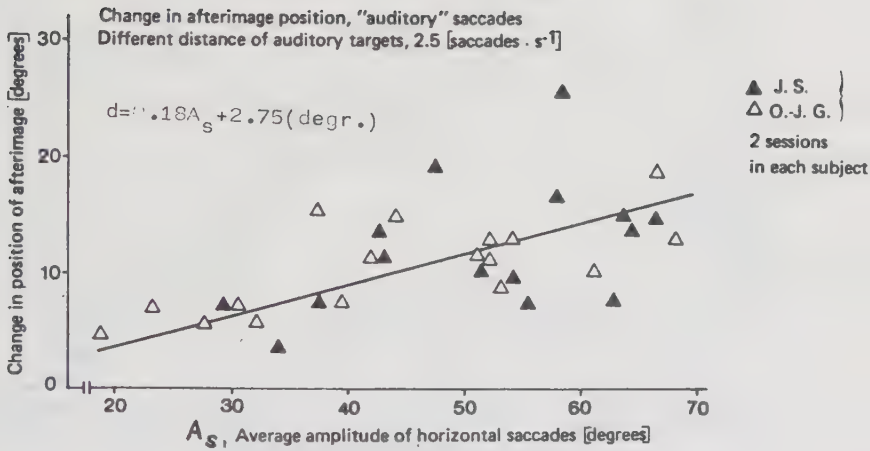


Abb. 9b Beschreibung der Darstellung wie in Abb. 9a
Saccadenfrequenz 2.5 Sacc. s⁻¹

$r = 0.52$

Weitere Berechnungen siehe Anhang Seite 102 - 103

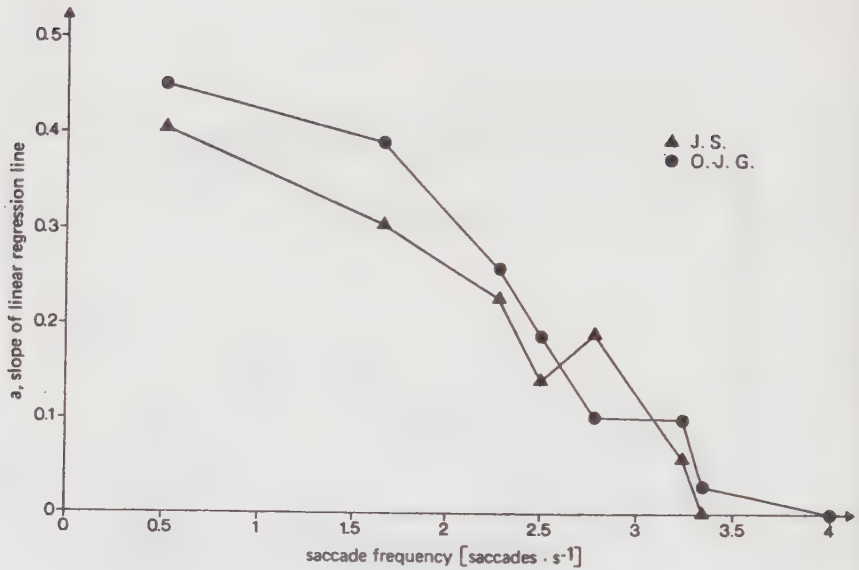


Abb. 10a Steigung a der Gleichung (1) als Funktion der Saccadenfrequenz charakterisiert die Abnahme des horizontalen Nachbildpositionswechsels bei ansteigender Saccadenfrequenz unabhängig von der jeweiligen Saccadenamplitude. Es ist zugleich ein Maß für den zeitlichen Ablauf zur Recalibrierung der retinalen Raumkoordinaten. Mittelwerte von 2 Versuchspersonen bei 8 verschiedenen Lautsprecherabständen (jeweils 4 und 2 Messungen) mit zugehörigen Saccadenfrequenzen.

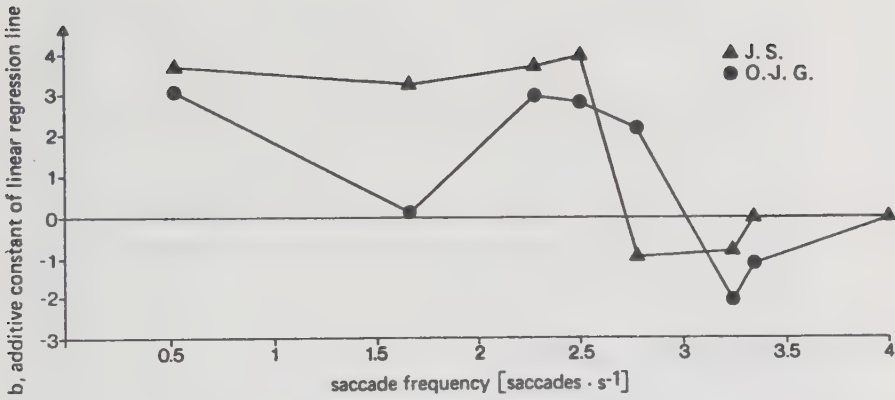


Abb. 10b Darstellung der zur Abbildung 10a zugehörigen
additiven Konstante b der Gleichung (1)
Einzelne Daten siehe Anhang Seite 102

5.3. Seitliche Verschiebung der Lautsprecher

Es konnte durch gelegentliche Untersuchungen festgestellt werden, was wohl aufgrund theoretischer Erwägungen auch verständlich ist, daß eine horizontale Verschiebung der Lautsprecher nach links oder rechts keinen wesentlichen Einfluß auf die Ergebnisse hatten. Es traten dieselben Phänomene in Erscheinung, die bei anderen Experimenten beobachtet wurden. Im Stadium 4 blieb das Nachbild etwa in der Mitte der Augenposition stehen ungeachtet der Tatsache, daß die Lautsprecher je 24 Grad horizontal links oder rechts verschoben waren.

5.4. Extrafoveales Nachbild

In einem anderen Experiment bei einer erfahrenen Versuchsperson konnte ein exzentrisches Nachbild etwa 1 - 5 Grad links oder rechts von der Fovea eingeprägt werden. Grundsätzlich wurden die gleichen Beobachtungen gemacht wie bei anderen foveal fixierten Nachbildern mit der Ausnahme, daß bei einer Saccadenfrequenz über 3.2 - 3.4 Saccaden pro Sekunde ein Nachbild in der Position stehenblieb, die der Exzentrizität des aufgenommenen Nachbildes entsprach.

5.5. Nachbildverhalten bei akustisch ausgelösten Saccaden mit Kopfbewegungen

Durch einen Versuch haben wir uns überzeugt, daß ein Unterschied in den Ergebnissen hinsichtlich des Nachbildverhaltens besteht, wenn saccadische Augenbewegungen bei fixiertem Kopf oder mit Kopfbewegungen ausgeführt werden. Um möglichst vergleichbare Ergebnisse zu erhalten, mußten in einer Sitzung beide Variationen bei gleichbleibender Saccadenfrequenz vorgenommen werden. Als wesentliches Moment erwies sich die Tatsache, daß das Stadium 4 der Nachbildbewegung bei bewegtem Kopf nicht in den Frequenzbereich desjenigen bei fixiertem Kopf fiel (siehe Abb. 11). Dieses Phänomen wird in einer folgenden Dissertation (M. Kirsten, 1985) eingehender beschrieben.

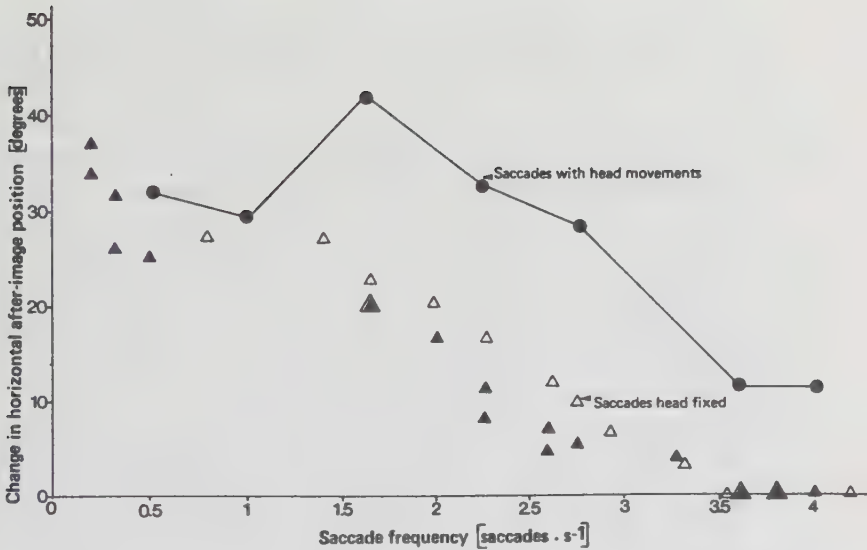


Abb. II Erklärung siehe Text
Anhang S. 108

5.6. Cortical erzeugte Migräne Phosphene während akustisch ausgelöster Saccaden

Bei einer Versuchsperson konnte während der Aufzeichnung die Scheinbewegung eines Migräne-Phosphens bei Augenbewegungen untersucht werden. Es waren typische Fortifikations-Phosphene (Jolly, 1902; Lashley, 1941; Brindley, 1968; Richards, 1971; Bücking, Baumgartner, 1974; Baumgartner, 1977) mit einer Flimmerrate von etwa 10 Hz.

Die Versuchsperson saß im Experimentierstuhl wie in den Methoden beschrieben und führte horizontale akustisch ausgelöste Saccaden in totaler Dunkelheit aus. Während dieser Saccaden wechselte das Migräne-Phosphen seine Position im extrapersonalen Raum (Jung, 1979). Es schien seine Endposition auch später zu erreichen als das Blickzentrum. Bei horizontalen Saccaden, die bei einer Frequenz über 2.2 Sacc.

pro Sekunde durchgeführt wurden, sah die Versuchsperson zwei Phosphene simultan, eines mehr oder weniger geradeaus, das andere wich um 15° nach links ab. Der horizontale Abstand zwischen den zwei Phosphenen verringerte sich bei weiter ansteigender Saccadenfrequenz. Die Amplitude der akustisch ausgelösten Saccaden blieb wie im Nachbildexperiment bei allen Saccadenfrequenzen gleich (0.6 - 2.8 Sacc./Sek.). Das beim Nachbildexperiment beschriebene Endstadium 4 wurde in diesem Migräne-Phosphen Experiment nicht erreicht. Das flimmernde Phosphen bewegte sich währenddessen zu einem distalen Teil des visuellen Feldes (ungefähr 25° links). Bei dieser Exzentrizität hatte die Versuchsperson Schwierigkeiten, die Phosphen-Bewegung während der Saccaden zu verfolgen. Bei einem zweiten Migräne Phosphen Experiment, das mit dergleichen Versuchsperson ein Jahr später durchgeführt wurde, begann das flimmernde Phosphen im unteren linken Quadranten des visuellen Feldes bei einer Exzentrizität von ungefähr 50° und bewegte sich langsam auf die foveale Region zu. Dieser Migräne-Phosphen-Typ war ungewöhnlich, denn die anderen 7 Migräne Phosphene, die von dieser Versuchsperson in den letzten 8 Jahren untersucht wurden, begannen alle in der fovealen Region und bewegten sich nach außen in das visuelle Feld. Es ist höchstwahrscheinlich, daß das Migräne-Phosphen durch fokale Erregung der Area 17-Neurone ausgelöst wird, die sich nach dem Prinzip der "spreading depression" (A.A.P.Leao, 1944, 1947) langsam über die Oberfläche des visuellen Cortex bewegt.

6. DISKUSSION

6.1. Einige Anmerkungen zu Überlegungen zur Richtungskonstanz der Raumwahrnehmung während Augenbewegungen

Angesichts der mannigfachen Tatsachen, die gegen einen einheitlichen Mechanismus der Raumkonstanz bei Augenbewegungen sprechen, versuchen einige Theorien die optische Anordnung selbst als stabil zu definieren (Koffka, 1935; V.v. Weizsäcker, 1933, 1943; Köhler, 1933; Gibson, 1966) und stellen die Forderung auf, das im Bewußtsein gegebene Psychische als Ganzes zu behandeln, da es den tatsächlichen Verhältnissen nicht entspricht, wenn man einen als Ganzes gegebenen Erscheinungskomplex in Teile zerlegt. Ein Partialreiz kann genügen, damit der Organismus mit einem Gesamtprozeß reagiert. Die assoziative Verknüpfung einzelner Sinnesdaten könne nur als "Nachwirkung eines gestalteten Prozeßganzen" (Köhler, 1933) vorkommen. Solche Theorien lassen sich jedoch vom Standpunkt der neurophysiologischen Forschung weder naturwissenschaftlich noch sachverhaltsfeststellend klassifizieren. Z.B. können sie auch keine Erklärung dafür geben, warum bei der passiven Bewegung des Auges eine Scheinbewegung der visuellen Umwelt hervorgerufen wird.

Das Problem der annähernden Richtungskonstanz bei Augenbewegungen wurde in den letzten 150 Jahren von den meisten Autoren - trotz mannigfacher Interpretationsverschiedenheiten - als Effekt einer vollständigen Kompensation zweier in Größenordnung gleicher im Zeichen aber entgegengesetzter Signale aufgefaßt. Mit feststehenden Augen, Kopf und Körper gibt es eine eins zu eins Beziehung zwischen der Richtung eines Sehobjektes und der Lokalisation seines Bildes auf der Retina. Wenn man die Augen jedoch bewegt, muß die visuelle Richtungswahrnehmung auf einer Kombination der Information über die Lokalisation des retinalen Bildes und der Augenposition basieren. Die traditionelle Lösung des Problems wurde von Holst und Mittelstaedt (1950) im Reafferenzprinzip zusammengefaßt. Sie gehen - wie eingangs erörtert wurde - davon aus, daß die Raumkonstanz der Sehdinge durch eine Verrechnung des motorischen Impulses mit dem afferenten Einstrom zu erklären ist. Dieser motorische Impuls, Efferenzkopie genannt, ist dementsprechend ein Signal, das vom oculomotorischen Zentrum fließt um Augenposition mit retinaler Bildposition zu koordinieren.

Versucht man diese Interpretation auf eine neuronale Ebene zu übertragen, so ergibt sich ein wichtiger Verknüpfungspunkt. Neurophysiologische Untersuchungen haben ergeben, daß es einen speziellen neuronalen Mechanismus des Bewegungssehens gibt. Bei einigen Spezies befinden sich Bewegungsspezifische Neurone schon in der Netzhaut (Grüsser-Cornehls, Grüsser, Bullock, 1963; Finkelstein, Grüsser, 1965; Grüsser, Grüsser-Cornehls, 1973), bei der Katze konnten sie im visuellen Cortex nachgewiesen werden (Hubel, 1959).

Es ist denkbar, daß der motorische Impuls bei der willkürlichen Innervation der oculomotorischen Zentren durch Kollaterale zu höheren visuellen Cortexregionen geleitet wird und hier Bewegungsneurone richtungsspezifisch und geschwindigkeitsproportional aktiviert. Das könnte als das neuronale Korrelat der Efferenzkopie interpretiert werden. Diese Aktivierung wird wiederum durch eine sensomotorische Verflechtung gelöscht, wenn gleichzeitig von der Retina afferente Signale der Bildverschiebung gemeldet werden.

Die Frage, wie diese innigen und fein abgestuften Beziehungen zwischen Augenposition und retinaler Bildposition zustandekommen, wurde unter verschiedenen Aspekten aufgeworfen, jedoch ist man bisher zu keiner befriedigenden Lösung gekommen. Patienten mit akuten Augenmuskelparesen berichten, daß bei dem Versuch in das Aktionsfeld der paretischen Augenmuskeln zu schauen, eine Bewegung der Umwelt in Richtung der intendierten Augenbewegung wahrgenommen wird. Dieselbe Situation kann ebenfalls experimentell durch Immobilisation der äußeren Augenmuskeln mittels retrobulbärer Injektion eines Lokalanästhetikums hervorgerufen werden. (Kornmüller, 1931; Grüsser, 1981).⁺ Da das afferente retinale Signal in diesem Fall konstant bleibt, liegt hier die Vermutung nahe, daß die Scheinbewegung durch die im efferenten Augenbewegungssystem vorhandenen Signale verursacht wird.

⁺Durch monatelange, alltägliche Erfahrung (1985) wurde mir von Patienten, die sich wegen eines intraokulären Eingriffs einer retrobulbären Injektion unterziehen mußten, das gleiche Phänomen berichtet.

Helmholtz (1866), der dieses Phänomen wohl kannte, schlug deswegen vor, daß die efferente "Willensanstrengung", welche die Augenbewegung veranlaßt, in einer Verschiebungswahrnehmung resultiert, weil das retinale Signal nicht in den paretischen Teil wechselt. Das Mißverhältnis zwischen retinaler Verschiebung und ausfließenden Efferenzkopiesignalen hat also ein Ansteigen der Verschiebungswahrnehmung zur Folge, was sich ebenso bei den Fehlern, die beim Handzeigen entstehen, im paretischen Feld manifestiert.

Um die Rolle der Efferenzkopie genauer zu definieren, wurden bei neueren Experimenten mit künstlich hervorgerufener Augenmuskelparese von Martin et al (1982) extensive strukturierte Felder benutzt. Die Versuchspersonen, deren Augenmuskeln mit D-Tubocurarin paralytisiert waren, saßen mit leicht zurückgelehntem Kopf in einem normal belichteten Raum, während ihr Blick auf einen Satz von leuchtenden Punkten gerichtet war, die in Augenhöhe lokalisiert waren. Bei dieser Anordnung war die Wahrnehmung völlig normal. Wenn die Lichter im Raum jedoch ausgeschaltet wurden, schienen die leuchtenden Punkte auf den Boden niederzusinken und dort zu bleiben. Mit nach vorn geneigtem Kopf schien die Wahrnehmung auch bei Licht normal, aber in der Dunkelheit wichen die leuchtenden Punkte nach oben ab.

Martin et al (1982) erklärten dies Phänomen als Unterdrückung der Efferenzkopie durch Informationen des strukturiert visuellen Feldes. Solange das Licht im Raum angeschaltet war, dominierte also die retinale Information, die dem visuellen System "mitteilt", daß die leuchtenden Punkte in Augenhöhe stationiert sind. Wenn jedoch die strukturierte retinale Information über die räumliche Anordnung nicht vorhanden ist, scheint die Efferenzkopie allein die Wahrnehmung zu bestimmen.⁺

⁺ Schon Charles Bell (1823) und Hering (1864) machten die Beobachtung, daß bei schnellen Augenbewegungen ein als ruhend erscheinendes Nachbild in Bewegung gesetzt wird, wenn es bei offenen Augen mit äußeren ruhenden Gegenständen verglichen wird. Daraus ist ebenfalls zu folgern, daß Efferenzkopiesignale modifiziert werden, wenn der visuelle Kontext eine höhere Qualität der räumlichen Information liefert.

Die Bedingungen, unter denen die Efferenzkopie das Verhalten beeinflußt, können mit zwei Bereichen des visuellen Systems verglichen werden, die erstmals von Trevarthen (1968) differenziert wurden. Ein "focales" oder kognitives System ist cortical basiert und reguliert die Wahrnehmungsprozesse, Wiedererkennung und Erinnerung, während ein "ambient" motorisch orientiertes System die Koordination mit räumlichem Sehen steuert. Die zwei Systeme haben offensichtlich eine unabhängige topographische Repräsentation des Raumes bei gesunden Menschen und zwar aus dem Grund, da jede Repräsentation fehlgesteuert werden kann, ohne das andere System zu beeinflussen. Ihre Interaktionen scheinen sehr fein abgestuft zueinander zu sein.

Als erste Annäherung kann man generell sagen, daß die Efferenzkopie eine Quelle für das ambient-motorische System darstellt, aber sie tritt erst dann in das kognitive System ein, wenn ein strukturiertes Feld fehlt.

Ein weiterer Ansatz zur Erklärung der Richtungskonstanz bei Augenbewegungen ist in räumlichen Modellen des saccadischen Augenbewegungssystems enthalten (s. Kap. 2, Abb. 1b). Nach Mays und Sparks (1983) besagen diese Modelle, daß es wenigstens drei neuronale Darstellungen eines visuellen Zieles gibt, zu dem eine Saccade gelenkt wird. Die erste ist eine Darstellung des Zieles als retinales Fehlersignal; die zweite stellt die Ziellokalisation in einem Kopf- oder Körperbezugssystem dar und basiert auf einer Kombination der retinalen und der Augenpositionsinformation; die dritte ist eine Darstellung des Augenpositionsfehlers, der Differenz zwischen tatsächlicher und gewünschter Augenposition. (Abb. 14a; RE, retinaler Fehler; E/H, Position der Augen im Kopf; T/H, Zielposition in Beziehung zum Kopf). Es erhebt sich die Frage, was die Antworteigenschaften der Neurone sind, die die Zielposition auf diese drei verschiedenen Arten verschlüsseln.

Neurone, die die Zielposition in den retinalen Koordinaten signalisieren, haben ein retinales rezeptives Feld (Abb. 14b, links). Mit Fixierung 1 wechselt die neuronale Entladung, wenn Stimuli eine spezifische Region der Retina aktivieren

(rezeptives Feld 1, RF 1). Bei Blickwechsel (Fixierung 2), bewegt sich das rezeptive Feld (RF2), weil eine spezifische Region der Retina immer noch aktiviert werden muß, um eine neuronale Antwort zu produzieren.

Neurone, welche die Position eines Zieles in den Kopfkordinaten codieren (Abb. 14b, rechts), entladen sich, wann immer ein Stimulus in einer spezifischen Region der visuellen Umgebung erscheint (RF 1,2), ohne Rücksicht auf die Blickrichtung (Fixierung 1 oder 2). Wie in Abb 14b, rechts, gezeigt, wird die Darstellung des rezeptiven Feldes eines solchen Neurons während die Richtung 1 fixiert wird diegleiche sein, als wenn man in Richtung 2 fixiert. Diese Neurone haben die Eigenschaft, die Besetzung einer speziellen Region des visuellen Raumes vorzutäuschen, ungeachtet des retinalen Ortes des Zielbildes. Ihre Antwort hängt von der retinalen und der Augenpositionsinformation ab.

Neurone, die ein Augenpositionsfehlersignal verschlüsseln, ändern ihre Entladungsrate, wenn es einen gewissen Unterschied zwischen tatsächlicher und gewünschter Augenposition gibt. Ein Augenpositionsfehler kann auf zwei verschiedene Arten hervorgerufen werden: 1. durch Erscheinen eines visuellen Zieles, das in einem bestimmten Abstand und in einer bestimmten Richtung vom Fixationspunkt lokalisiert ist, 2. durch einen Wechsel der Augenposition nach Erscheinen eines visuellen Zieles. Diese Situation ist in Abb. 14c dargestellt. Links wird das Reaktionsfeld eines hypothetischen Augenpositionsfehlerneurons als ein Kreis (RF) dargestellt. Durch Geradeaus-Fixierung entlädt das Neuron als Antwort auf ein Saccadenziel, das im kreisförmigen Reaktionsfeld dargestellt ist. Das Neuron entlädt nicht, weil eine bestimmte Region der Retina aktiviert wurde, sondern weil nach Erscheinen des Saccadenzieles die Differenz zwischen tatsächlicher und gewünschter Augenposition eine Saccade mit einem speziellen Vektor erfordert.

Ein Saccadenziel, das eine Position A außerhalb des Reaktionsfeldes präsentiert, wird das Neuron solange nicht aktivieren, solange die Fixierung auf das Punktzentrum beibehalten wird. Angenommen jedoch, der Blick gleitet zu einem neuen Fixations-

punkt, nachdem Ziel A verschwindet, ist eine Saccade zu der erinnerten Ziellokalisation A immer noch erforderlich (Abb. 14c, rechts). Weil die Differenz zwischen tatsächlicher und gewünschter Augenposition im Reaktionsfeld des Neurons liegt, wird ein Wechsel in der Entladungsrate diesen neuen Augenpositionsfehler signalisieren. Dieses Signal ist nicht durch die Erscheinung eines neuen Ziels geschaffen, sondern durch den Wechsel in der Augenposition, der aufgetreten ist, nachdem das ursprüngliche Ziel verschwunden ist.

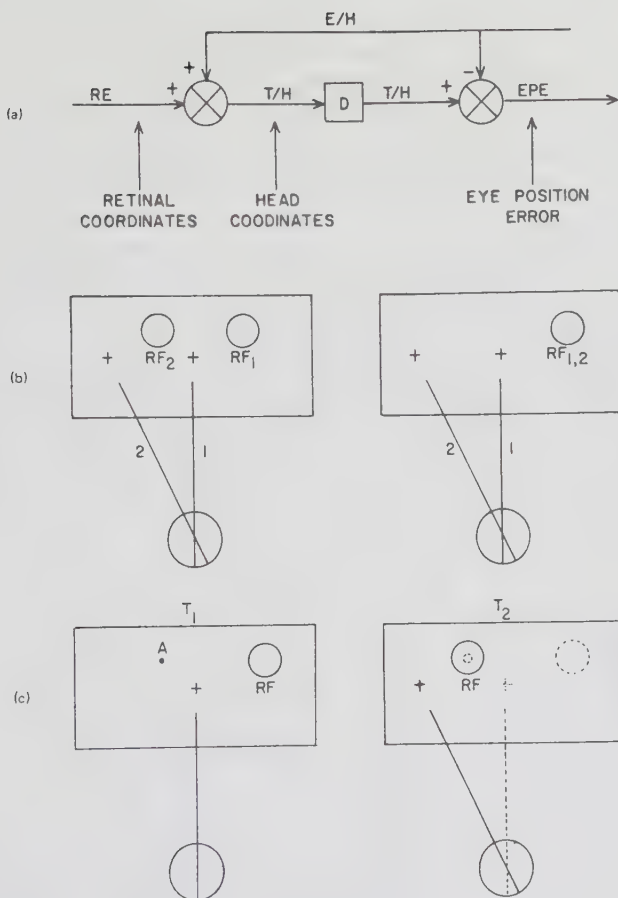


Abb. 14: Antworteigenschaften dreier Typen von hypothetischen Neuronen (Mays & Sparks, 1983)
Erklärungen siehe Text

Die nächste Stufe zum Verständnis der Raumkonstanz wäre die Untersuchung der Wahrnehmungsschwelle während der saccadischen Augenbewegungen. Die Gesichtspunkte, von denen die älteren Erklärungen geleitet waren, lassen deutlich den historischen Werdegang des Problems erkennen. Nach Peter (1925) warf Ostwald 1896 als erster die Frage auf, warum wir die Saccaden unserer eigenen Augen nicht sehen können. Aus verschiedenen Arbeiten wurde folgende Schlußfolgerung gezogen: Bei der saccadischen Augenbewegung nehmen wir, solange sie andauert, nichts wahr. Der nächstliegende Grund für diese Annahme liege in dem Umstand, daß die Funktion der Netzhaut eine relativ träge sei (Exner, 1868), so daß der optische Eindruck während der saccadischen Augenbewegung nur ein Gemisch von verschwommenen Lichteindrücken sein könne. Holt (1903) griff zu der gewagten Hypothese einer "zentralen Anästhesie", welche die ganze Augenbewegung begleite, während Dodge (1905) zur Erklärung dieses Phänomens die Funktion der Aufmerksamkeit heranzog, die nicht auf die Eindrücke während der Augenbewegung, sondern nur eben auf diejenigen der Anfangs- und Endlage derselben gerichtet sei.

An dieser Stelle müßte hervorgehoben werden, daß der Begriff der Aufmerksamkeit bei älteren Autoren als Sammelname für verschiedene psychische Faktoren zu verstehen ist, deren neurophysiologisches Korrelat zwar unbekannt ist, die jedoch als Erlebnisse aufgezeigt werden können: der willkürlichen saccadischen Augenbewegung soll immer ein "Bewußtseinsvorgang" vorausgehen, der zugleich das auslösende Moment für dieselbe ist. Die Aufmerksamkeit verläßt einen Punkt des Gesichtsfeldes schon zu einer Zeit, wo das Auge noch an demselben haftet. Dann eilt sie voraus auf einen neuen Punkt zu, hat sie diesen erreicht, so folgt erst das Auge nach in einer Bewegung, die diesen von der Aufmerksamkeit bereits festgehaltenen neuen Punkt zum Endpunkt hat.

Aus Herings Aufmerksamkeitstheorie müßte nun aber auch gefolgert werden, daß bei jeder saccadischen Augenbewegung die neuen Eindrücke auch relativ zu dem neuen Blickpunkt lokalisiert werden. In der weitschichtigen Literatur über das Problem der "absoluten Lokalisation" (Hering) wurden zahlreiche Tatsachen angeführt, die als Hinweis dahin gedeutet werden mußten, daß bei der normalen saccadischen Augenbewegung die "Kompensation der retina-

len Raumwerte durch die absoluten" (Hering, 1864) nicht so vollkommen war, wie man es vermutet hatte. Schumann (1932) berichtet über die von ihm und anderen Autoren durchgeführten Versuche, die sie zu Messungen der Winkelgeschwindigkeit der Blickbewegung nach Lamansky (1869) und Erdmann - Dodge (1898) benutzt haben. Den Augen wird in einem stark abgedunkelten Raum ein Licht in rhythmischen Intervallen exponiert und entzogen, indem eine kräftige Lichtquelle durch eine Pappscheibe mit Rotationsvorrichtung, die an der Peripherie in gleichen Abständen gleich große Ausschnitte hat, verdeckt wird. Ein großer Schirm mit einer winzig kleinen Öffnung wird vor die ganz Versuchsordnung aufgestellt. Wenn man nun diese Scheibe in gleichmäßige Rotation versetzt, wird dieses intermittierende Licht bei großer Geschwindigkeit zu einem konstanten für das ruhend beobachtende Auge. Werden dagegen die Augen schnell hin und herbewegt, so sieht man am Ende der Augenbewegung eine ganze Reihe von unregelmäßigen Punkten über oder untereinander. Normalerweise wäre zu erwarten, daß die Punktreihe relativ zum neuen Fixationspunkt lokalisiert würde, was meistens nun gerade nicht der Fall ist: die Lokalisation erfolgt relativ zu dem alten Fixationspunkt. Der Leser kann ein solches Experiment leicht in den Berliner Hausfluren anstellen, in denen sich häufig an den Schaltern für das Flurlicht Glimmlampen befinden, die mit 50 Hz (der Frequenz des Netzstromes) glimmen. Wegen der geringen Leuchtdichte ist diese Frequenz oberhalb der Flimmerfusionsfrequenz, so daß die intermittierende Belichtung der Glimmlampe nicht festgestellt wird. Blickt man jedoch im Dunkeln mit großen Saccaden über die Glimmlampen hinweg, so sieht man entlang der "Bahn der Augenbewegungen" mehrere Glimmlampen nebeneinander, wobei man nicht nur das unten erwähnte Experiment von Lamansky wiederholen kann, sondern auch die geometrisch "falsche" Lokalisation der Nachbilder relativ zur Glimmlampe sieht (siehe unten Mach).

In modifizierter Form kann dieser Versuch in folgender Übung demonstriert werden. Man nimmt einen intermittierend leuchtenden Punkt, wobei die Zahl der Intermissionen so groß ist, daß bei direkter Fixation der Punkt gleichmäßig leuchtend erscheint. Während der Augenbewegung fallen dann die einzelnen Lichtblitze nebeneinander auf die Netzhaut, so daß man eine Reihe leuchtender Punkte nebeneinander sieht. Wendet man die Augen nach rechts

zu einem nicht leuchtenden Fixationspunkt, so erscheinen dann die Lichtblitze links von diesem Fixationspunkt. Es kommt auch vor, daß sie zwischen den beiden nacheinander fixierten Punkten zu liegen scheinen. Bei dieser Versuchsanordnung wurde aus der Anzahl der Lichtblitze die Geschwindigkeit der Augenbewegung gemessen, wenn noch die Anzahl der Intermissionen in der Sekunde bekannt sind (Lamansky, 1869). Aus diesen und ähnlichen Versuchen geht hervor, daß gewöhnlich die Änderung der Ortswerte der Retina erst nach Ausführung der Augenbewegungen stattfindet.

Nach neueren psychophysischen Untersuchungen wird das Tatsachenmaterial dahingehend interpretiert, daß der zeitliche Ablauf der saccadischen Unterdrückung von einer visuellen Funktion zur anderen variiert. Der unterdrückende Stimulus kann gewöhnlich vor Beginn in Aktion treten und die Unterdrückung erreicht einen Höhepunkt zur Zeit der Stimulierung, die während oder gerade vor einer Saccade gegeben wird. Saccadische Unterdrückung ist unter verschiedenen Bedingungen beobachtet worden (Latour, 1962; Volkman, Schick, Riggs, 1968), mit hellem Hintergrund, wo eine retinale Bildbewegung stattfindet und dunklem Hintergrund, wo keine Bildbewegung geschieht. Einige Autoren behaupten, saccadische Unterdrückung auch in der Lichtreaktion der Pupille gefunden zu haben (Zuber, Stark und Lorber, 1966), oder in visuell evozierten Potentialen (Groß, Vaughan und Valenstein, 1967; Chase und Kalil, 1972), und beim Mustererkennen (Stark, 1971).

In psychophysischen Experimenten kann die Unterdrückung der Wahrnehmung eines kurzen Lichtreizes oder die Reduzierung seiner Breite durch einen zweiten kurzen Lichtreiz induziert werden, der einige ms später in unmittelbarer Nachbarschaft des ersten projiziert wird. Dieses als Metakontrast bezeichnete Phänomen ist bei Dunkeladaptation reduziert und ganz aufgehoben, wenn die Stimuli nahe der Schwelle liegen. Während des schnellen Teils der saccadischen Augenbewegungen sind die Konturen eines strukturierten Musters nicht erhalten, weil die Stimulation der Photorezeptoren aus einer intermittierenden Stimulation bei einer Frequenz oberhalb der Flimmerfusionsfrequenz resultiert.

Während der letzten 5 - 10 msec der Saccade jedoch, bewegt sich das Bild langsam über das Rezeptormosaik und produziert ein "verschmiertes Bild" der visuellen Welt. Die Muster, welche die Retina unmittelbar nach einer Saccade stimulieren, unterdrücken wahrscheinlich dieses "verschmierte Bild" - durch Metakontrast. Daraus kann gefolgert werden: Metakontrast verbessert die Wahrnehmung einer gut strukturierten visuellen Welt und trägt zu einer wahrnehmbaren Stabilität der visuellen Welt bei (Grüsser, 1972).

Um die von älteren Autoren vielerorts vertretene Ansicht näher zu prüfen, daß die saccadische Augenbewegung im Zusammenspiel mit "zentralen Faktoren" in erster Linie für die Stabilität der visuellen Umwelt verantwortlich zu machen ist, stellte Peter (Dissertation, Frankfurt 1925) besondere Versuche an, bei denen die Bilder von Objekten mit der Geschwindigkeit über die Netzhaut geführt werden, die bei den saccadischen Augenbewegungen in Frage kommt. Die Geschwindigkeit der Augenbewegungen wurde nach der Methode von Lamansky (1869) und Erdmann + Dodge (1898) bestimmt. Mit Hilfe eines dicht vor dem Auge angebrachten Spiegels, der ruckweise gedreht werden konnte, ließ er die Bilder von Objekten - verschiedenen Figuren, leuchtenden Linien im Dunkeln, schwarze Linien auf weißem Grund - mit der bei den normalen saccadischen Augenbewegungen in Betracht kommenden Geschwindigkeit über die Netzhaut wandern. Wenn Anfangs- und Endlage unsichtbar blieben, wurde keine Bewegung wahrgenommen. Bei strukturiertem Gesichtsfeld war der Zeitraum, in dem eine Bewegung wahrgenommen wurde noch größer als bei homogenem Gesichtsfeld. Wenn Anfangs- und Endlage des Objekts sichtbar gemacht wurde, zeigte sich der Bewegungseindruck während der langsamen saccadischen Augenbewegungen. Dieser Bewegungseindruck war nicht abhängig von dem Gleiten der Bilder über die Netzhaut; wurden zwei vertikale Linien, wobei die rechte hinter einem Schirm verborgen blieb, ruck-

weise nach links so bewegt, daß die linke hinter einem Schirm verschwand, während die rechte sichtbar wurde, aber noch vor der ursprünglichen Lage von der linken zur Ruhe kam, so entstand der Eindruck, daß sich die linke Linie nach rechts bewege, in eine Richtung also, die der objektiven Bewegung entgegengesetzt war. Er schloß daraus, daß der Bewegungseindruck nur durch "zentrale Faktoren" bedingt sei.

Neuere Experimente von Heywood (1981), Heywood und Churcher, (1981) befaßten sich ebenfalls mit dem Prozeß der Stabilisierung der Wahrnehmung während der Saccaden. In diesen Versuchen wurden den Versuchspersonen Anordnungen von 2 oder mehr Punkten vorgestellt, einer davon wurde während einer Saccade von einem Punkt zum anderen verschoben. Die Schwelle für die Punktverschiebung stieg an - ein Beispiel der saccadischen Verschiebungssuppression. Als gefragt wurde, welcher Punkt verschoben worden ist, machten die Versuchspersonen jedoch ständig Fehler oder Fehlzuschreibungen der Verschiebung. Wenn der Punkt, der zum saccadischen Ziel ernannt wurde, verschoben wurde, schrieben die Versuchspersonen die Verschiebung ständig dem startenden Punkt der Saccade oder einem dazwischenliegenden Punkt zu, die umgekehrte Fehlzuschreibung war jedoch selten. Es scheint, daß das Gerüst der Beziehung sich während oder gerade vor der Saccade zu dem neuen Fixationspunkt verlagert hat und die Zielposition wurde nun in Bezug auf diesen Punkt ausgerichtet, der als stabil angenommen wurde. In Experimenten, in denen die Versuchspersonen aufgefordert wurden, zwei aufeinanderfolgende Saccaden zu zwei verschiedenen Punkten zu machen, fällt das Stabilisationsmerkmal beiden saccadischen Zielen zu, sogar dann, wenn das zweite Ziel während der Saccade verschoben wird (Bridgeman, 1983).

Diese Daten können mit der Hypothese der Efferenzkopie in Einklang gebracht werden unter der Annahme, daß der Fehler zwischen der Ausdehnung der Saccade und der korrespondierenden retinalen Bildverschiebung einen Grenzwert erreichen muß, bevor eine Verschiebung der Welt wahrgenommen wird. Mit dieser Annahme braucht

der berechnete Vergleich nur schnell und genau genug zu sein, um eine visuell motorische Koordination zu erhalten.

Martin (1972) stellte fest, daß ein "extraretinales" Signal allein nicht für die subjektive Stabilität der visuellen Umwelt zählen kann, weil diese Signale unpräzise sind und sich zu langsam entwickeln. Die von Ostwald 1869 aufgeworfene Frage, warum Augenbewegungen in einem Spiegel nicht gesehen werden können, kann heute beantwortet werden: die fehlende retinale Verschiebung wird nicht wahrgenommen, wenn sie weniger als $\frac{1}{3}$ so groß ist wie die Saccade. Um die Wahrnehmung möglich zu machen, muß der Spiegel in etwa 1 cm vom Auge entfernt sein! Scheinbewegung beim paralysierten Auge entsteht dadurch, daß die fehlende retinale Verschiebung gerade so groß ist wie die willkürliche Saccade (Bridgeman et al., 1975).

Eine gewisse Ähnlichkeit mit den oben beschriebenen Schumannschen Versuchen zeigt eine Erscheinung, die jedermann leicht beobachten kann, wenn er in der Dunkelheit sein Auge über einen stark leuchtenden, sich deutlich von seiner Umgebung abhebenden Gegenstand schweifen läßt: es entsteht der Eindruck, als springe gleichzeitig, während das Auge sich bewegt, ein heller Funke oder feuriger Streifen in blitzartigen, scheinbar regellosen Bewegungen, und es ist häufig schwer zu entscheiden, in welcher Richtung der Streifen oder Funke sich bewegt habe, ob er dem Lichte zugestrebt oder ob er von diesem ausgegangen sei. Genauer beobachtet und beschrieben wurde dies von Lipps 1890: "Wenn ich meinen Blick von einem leuchtenden Objekt rasch wende, so scheint ein heller Lichtstreif aus dem Objekt nach entgegengesetzter Richtung herauszuschießen; wenn ich dem Objekt den Blick wieder rasch zuwende, so scheint ein eben solcher Streif in umgekehrter Richtung in das Objekt hineinzuschießen." Während Lipps (1890, 1892) diese "falsche Nachbildlokalisation" durch eine Unterschätzung des Winkels, um den sich das Gesichtsfeld bei der sehr raschen Blickbewegung verschiebt, zu erklären versucht, führt Cornelius (1891) diese Erscheinung auf die Wirksamkeit einer kleinen, unwillkürlichen Rückbewegung der Augen nach einer stattgefundenen willkürlichen Kopf- oder Augenbewegung zurück. Dieser Rückbewegung soll die Verschiebung des während derselben entstandenen Nachbildstreifens vom früheren Fixationspunkt abwärts entsprechen.

Dieses ebenfalls schon von Purkyně (1825) beobachtete Phänomen deutete E. Mach (1886) unter dem Begriff "regelwidriger Nachbildstreifen" folgendermaßen: "Der Schweif ist selbstverständlich ein Nachbild, welches erst bei Beendigung oder kurz vor Beendigung der Blickbewegung zum Bewußtsein kommt, jedoch, was eben merkwürdig ist, mit Ortswerten, welche nicht der neuen Augenstellung und Innervation entsprechen. Ähnliche Erscheinungen bemerkt man oft beim Experimentieren mit der Holtz'schen Elektrisiermaschine. Wird man während einer Blickbewegung abwärts von einem Funken überrascht, so erscheint derselbe oft hoch über den Elektroden, liefert er ein dauerndes Nachbild, so zeigt sich dieses natürlich unter den Elektroden." (Die Analyse der Empfindungen.. S. 108, 1903).

Schwarz (1892) verfolgte dieses Phänomen weiter und modifizierte den Versuch folgendermaßen: "Hält man beim Fixieren eines leuchtenden Punktes a etwas oberhalb der Blicklinie ein breites Lineal vor sein Gesicht und wendet die Augen dann mittels Kopfdrehung rasch nach dem über dem Lineal weg sichtbaren Punkt b, so erscheint auch hierbei der "regelwidrige Nachbildstreifen" in voller Deutlichkeit, obwohl jetzt während des letzten Teiles der Bewegung der Punkt a gar nicht mehr gesehen, sondern durch das Lineal verdeckt wurde." Er machte dabei eine schon von Purkyně (1825) beschriebene Beobachtung, daß etwas später ein normal lokalisierter Nachbildstreifen häufig zum Vorschein kommt. Es sind also "zwei durch einen dunklen Zwischenraum getrennte Nachbildstreifen zu sehen, einmal der regelwidrige, ziemlich lichtstarke, und dann ein normales positives, in bezug auf die neue Fixierpunktslage richtig lokalisiertes Nachbild." Der zweite Streifen ist also nichts anderes als ein positives Nachbild des ersten und tritt erst dann auf, wenn der Blick seine Ruhestellung schon erreicht hat.

Schwarz gelangte zu folgendem Schluß: "Man hat sich also wohl vorzustellen, daß die Empfindung des bei der raschen Blickbewegung entstehenden Erregungsstreifens während der Dauer der Bewegung oder mindestens während eines größeren Abschnittes derselben so lokalisiert wird, als ob die Blicklinie noch auf den ursprünglichen Fixierpunkt eingestellt wäre. Wenn dann die neue Ruhelage erreicht und die Erregung des Netzhautstreifens noch nicht ganz abgelaufen ist, so kommt diese noch einmal zur Empfindung, jetzt in bezug auf die neue Lage der Blicklinie richtig lokalisiert."

Die Tatsache, daß vom Wechsel des tatsächlichen Mittelpunktes der Blicklage die Anpassung der Raumwerte auf den retinalen Koordinaten während und nach saccadischen Augenbewegungen abhängig zu sein scheint, und daß die räumlichen Werte der retinalen Koordinaten in bezug zu den Koordinaten des extrapersonalen Raumes nicht immer in linearer Korrelation stehen, veranlaßte Kaila (1923) eine erste systematische Untersuchung dieser Zusammenhänge vorzunehmen. Er exponierte während saccadischer Blickbewegungen kurz leuchtende Objektpunkte und stellte qualitativ deren anschauliche Verlagerung fest. Dabei ergab sich, daß die exponierten Objekte entgegen der Blickrichtung verlagert erscheinen und er schloß daraus, daß die "Umstimmung der Raumwerte" erst nach vollzogener Blickbewegung erfolge: "... halte ich es für nachgewiesen, daß die "Netzhaut" während einer Blickbewegung ihre der letzten Ruhestellung entsprechenden "Raumwerte" noch beibehält, um die der neuen Blicklage entsprechenden "Raumwerte" erst nach der Ausführung der Blickbewegung zu gewinnen."

Diese Gegebenheit des Zusammenbruchs der visuellen Richtungskonstanz veranlaßte ihn eine Unterscheidung zwischen retinalen und zentralen Faktoren festzuhalten. Der zentrale Faktor, d.h. der Raumwert des extrapersonalen Raumes, der dem von der Aufmerksamkeit jeweils erfaßten exzentrischen Orte zugeordnet ist, verknüpft sich mit dem retinalen Faktor, der der Fovea zugeordnet ist. Die egozentrischen Richtungen der übrigen Orte sind mit derjenigen des der Fovea entsprechenden Ortes gegeben. Es kommt also auf einen, was aus dem oben Dargelegten ersichtlich ist, zeitverbrauchenden Umschaltprozeß (Recalibrierung) der retinalen und zentralen Faktoren an.

Die Frage ist nun: Wann und wie diese Umschaltung (=Recalibrierung) vonstatten geht? Kaila nahm lediglich an, daß die Umschaltung nicht in subkortikalen, sondern in kortikalen Zentren erfolgt.

Trotz der wenigen kaum gesicherten physiologisch-anatomischen Daten stellte schon von Monakow (1902) die Theorie der sogenannten "insularen Vertretung" auf: Jedem Punkt des subjektiven Gesichtsfeldes entspricht die Erregung einer bestimmten Stelle der Sehsphäre, so daß die Netzhaut mit ihren einzelnen Punkten als Ganzes im visuellen Cortex projiziert ist. Die Leitung von der Fovea findet immer nach denjenigen Zellen des Cortex statt, deren

psychophysische Prozesse gerade von der Aufmerksamkeit erfaßt sind. In Zusammenhang mit der Annahme einer Umschaltung der Leitung im Gehirn, wenn der Blick von einem Punkt zum anderen gewendet wird, postulierte er die sog. "Schaltzellen", welche zwischen die die Fortleitung einer Erregung vom subkortikalen optischen Zentrum zum visuellen Cortex vermittelnden Ganglienzellen und Sehnervenfasern geschaltet sein sollen. In dieser Theorie glaubten einige Autoren, den Weg gefunden zu haben, sich das Zustandekommen der falschen Nachbildlokalisation wenigstens anschaulich zu machen.

Durch jahrelange Untersuchungen über Bewegungswahrnehmung bei Augenbewegungen und durch die Analyse der Sigma-Bewegung und Sigma-OKN kam in neuerer Zeit Grüsser (1978) zu der Schlußfolgerung, daß "die Verrechnung zwischen Afferenz und Efferenzkopie nicht oder nicht nur in einem neuronalen System erfolgt, für das eine strenge retinotopie Abbildung gilt. Offenbar ist auch eine neuronale Abbildungsebene in der Großhirnrinde beteiligt, in der der visuelle Raum unabhängig "von seiner Projektion auf die Netzhaut repräsentiert ist." Grüsser (1978) hebt hervor, daß die Verrechnung zwischen der Efferenzkopie prämotorischer Signale und der Afferenz mit einer sehr großen Toleranz erfolge, und bezüglich der Lokalisationsebene dieser Verrechnung betont er, daß die Efferenzkopie nicht von den oculomotorischen oder blickmotorischen Zentren des Hirnstammes ausgehen könne:" Es erscheint mir wahrscheinlicher, daß eine Verrechnung der efferenten Signale aus den prämotorischen Regionen der Hirnrinde mit den afferenten visuellen Signalen im Cortex erfolgt. Aufgrund unserer Versuche läßt sich nicht ausschließen, daß eine solche Verrechnung in kortikalen Strukturen mit einer retinotopen Organisation (visueller Cortex I - III) erfolgen kann. Unsere Ergebnisse weisen jedoch daraufhin, daß diese Verrechnung zumindest auch in einer cerebralen Struktur erfolgt, deren Erregungsmuster den uns umgebenden Raum unabhängig von seiner augenblicklichen Abbildung auf der Netzhaut repräsentiert." (In G.Kommerell (Ed.), Augenbewegungsstörung, Neurophysiologie und Klinik, pp 273 - 283, 1978)

6.2. Deutung der experimentellen Befunde

Wie einleitend erläutert wurde, gingen wir bei dieser Arbeit davon aus, daß ein langdauerndes Nachbild als ein auf der Retina dauerhaft stabilisierter visueller Reiz betrachtet werden kann und daß es mit dieser Nachbildtechnik möglich ist, die zeitlichen Abläufe zu messen, die zur Recalibrierung der retinalen Raumwerte notwendig ist. Der Ablauf sei an dieser Stelle noch einmal kurz rekapituliert:

Erzeugt man sich ein helles Nachbild und führt danach eine große Saccade im Dunkeln aus, so stellt man fest, daß subjektiv zwischen der wahrgenommenen Zeit der saccadischen Augenbewegung und dem "Ankommen" des Nachbildes am Zielort eine Verzögerung wahrzunehmen ist. Das Nachbild scheint der Augenbewegung hinterherzulaufen. Offensichtlich korrespondiert die Scheinbewegung des Nachbildes oder sein Positionswechsel mit der Raumwertveränderung auf den retinalen Koordinaten während willkürlicher Augen- oder Blickbewegungen. Dieser Recalibrierungsprozeß steht nicht notwendigerweise in linearer Korrelation zu der tatsächlichen Blickrichtung.

Wird die Saccadenhäufigkeit erhöht, so kommt es zu einer wahrgenommenen Verdopplung des Nachbildes. Das foveale Nachbild scheint zwei stationäre Orte im extrapersonalen Raum eingenommen zu haben. Erhöht man weiter die Saccadenfrequenz, so nimmt die Distanz dieser beiden "scheinbaren" Nachbilder ab und schließlich bei maximaler Saccadenfrequenz bleibt das Nachbild in der Mitte stehen, obgleich noch saccadische Augenbewegungen ausgeführt werden.

Köllner stellte bereits 1923 fest, daß das Nachbild bei willkürlichen Augen- wie auch Blickbewegungen nicht entsprechend umfangreiche Bewegungen um seine Mittelstellung ausführte, sondern erheblich geringere, wenn die Saccadenfrequenz in dem Maße gesteigert wurde, daß auf 90-100 Bewegungen je zwei Phasen auf die Minute entfielen, so bewegte sich das Nachbild nur noch ganz geringfügig. Bei ganz schnellen Augen- oder Kopfbewegungen blieb das Nachbild ganz ruhig in der Medianebene stehen.

Dittler untersuchte 1921 eine Versuchsperson, die willkürlich das Augenzittern hervorrufen konnte. Bei einer Schwingungsfrequenz dieses Nystagmus zwischen 5 und 8 in der Sekunde zeigte das foveale Nachbild nicht die geringste Bewegung.

Von der Annahme ausgehend, daß die Augenbewegung die sensorische Valenz besitzt, daß jedoch der diese sensorische Valenz vermittelnde sensorische Apparat eine gewisse Trägheit besitzt, interpretieren Dittler und Kollner dieses Nachbildverhalten folgendermaßen: Wenn zwei entgegengesetzte Augen- oder Blickbewegungen von sehr großer Geschwindigkeit aufeinanderfolgen, scheint das Nachbild deswegen stillzustehen, weil jener sensorische Apparat durch so schnelle und kurz dauernde Augen- oder Blickbewegungen nicht merkbar erregt werden kann und demgemäß ein Bewußtsein davon, daß das Nachbild sich mit den Augen hin- und herbewegt, ausbleibt. Werden die beiden Blickbewegungen verlangsamt, so wird jener sensorische Apparat von einem bestimmten Punkt ab umso mehr erregt und demgemäß das wahrgenommene Hin- und Herschwenken des Nachbildes umso deutlicher, je langsamer die beiden Bewegungen sind.

Im vorliegenden Experiment wird davon ausgegangen, daß die Amplitude der horizontalen Saccaden A_s^0 ist, die durch einen inneren Recalibrierungswert a^x repräsentiert wird. Dieser Wert wechselt mit Beginn des neuronalen Befehls, um eine zielgerichtete willkürliche Saccade gemäß einer willkürlichen Zeitfunktion $f(t)$ durchzuführen. Erstens kann man eine allgemeine Lösung daraus ableiten, inwieweit die wahrgenommene Nachbildbewegung von der Saccadenfrequenz abhängt. In unseren Experimenten haben wir angenommen, daß das Blickzentrum von der Mittelposition aus startet, die erste Saccade sich zu dem rechten Lautsprecher wendet und die folgenden Saccaden zielgerichtet horizontal zwischen dem rechten und linken Lautsprecher entsprechend der Tonsignale hin- und hergleiten. Der Endwert der Recalibrierung der retinalen Raumkoordinatenwerte wird erreicht bis der Befehl für die nächste Saccade den Recalibrierungsprozeß unterbricht und die letzte Saccade in die entgegengesetzte Richtung bewegt - und das ist eine Funktion von $f(t)$.

Durch eine einfache algebraische Gleichung kann man den Wert d leicht herausfinden:

$$d = \frac{A_s a^x \cdot f(t)}{2 - f(t)} \quad \text{degrees}$$

Gleichung (2) ist eine allgemeine Lösung und läßt die Funktion $f(t)$ für weitere Berechnungen offen. Durch Anwendung eines Digital-Rechners wurden für $f(t)$ die Funktionen eines einstufigen bzw. zweistufigen linearen Filters eingesetzt:

$$f_1(t) = \left(1 - \exp\left[-\frac{t-T}{\tau}\right]\right) \quad (3)$$

$$f_2(t) = \left(1 - \exp\left[-\frac{t+T}{\tau}\right]\right)^2 \quad (4)$$

$f_1(t)$ oder $f_2(t)$ wurden angewandt, um für Gleichung a die Konstanten τ und T zu berechnen. Ein Computerprogramm zur Erstellung des geeigneten Optimums zwischen experimentellen Daten und mathematischem Modell wurde angewandt. Die Summe Q der quadratischen Abweichung zwischen experimentellen und theoretischen Daten wurde berechnet und durch Wiederholung der Computermethoden wurde der Wert τ und T gefunden, der zu einem Minimalwert von Q führt.

Es stellte sich heraus, daß von 10 Versuchspersonen 5 besser in das Modell $f_1(t)$ paßten als in Modell $f_2(t)$, während auf die anderen 5 Versuchspersonen die umgekehrte Beobachtung zutraf. Die Unterschiede bei Q , die durch die verschiedenen Modelle erhalten wurden, waren ziemlich gering (Tab.S.109-110). Für die Durchschnittsdaten aller Versuchspersonen wurde Modell 2 für besser befunden als die Darstellung in Modell 1. Das ist nicht unerwartet. Sogar wenn Modell 1 bei jeder Versuchsperson besser wäre als Modell 2, sollten gemäß der Streuung von τ und T die Durchschnittsdaten eine Kurve ergeben, die besser in Modell 2 dargestellt wird. Aber auch für die Durchschnittsdaten waren die Unterschiede bei Q für das geeignete Optimum in Modell 1 und 2 relativ gering (Tab.S.109-110).

Abb.S.111-120 stellt die Werte dar, die für τ und T in der Modellberechnung erhalten wurden. In diesen Experimenten wurde die Saccadenamplitude systematisch geändert (2VPs, Abb.15-16).

τ hatte leicht ansteigende Tendenz, wenn die Saccadenamplitude bis auf 20° anstieg. Unter diesem Wert hat die Saccadenamplitude in diesen Experimenten jedoch keinen signifikanten Effekt auf τ und T .

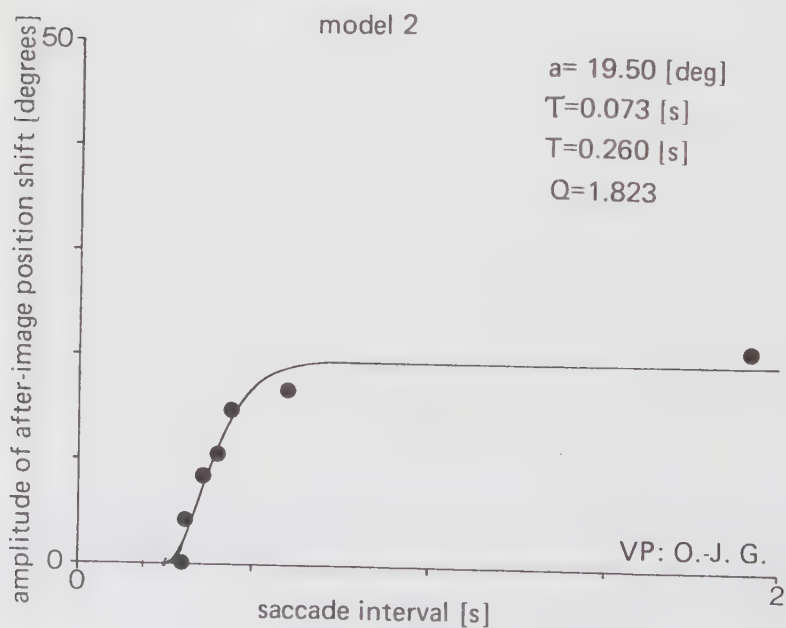
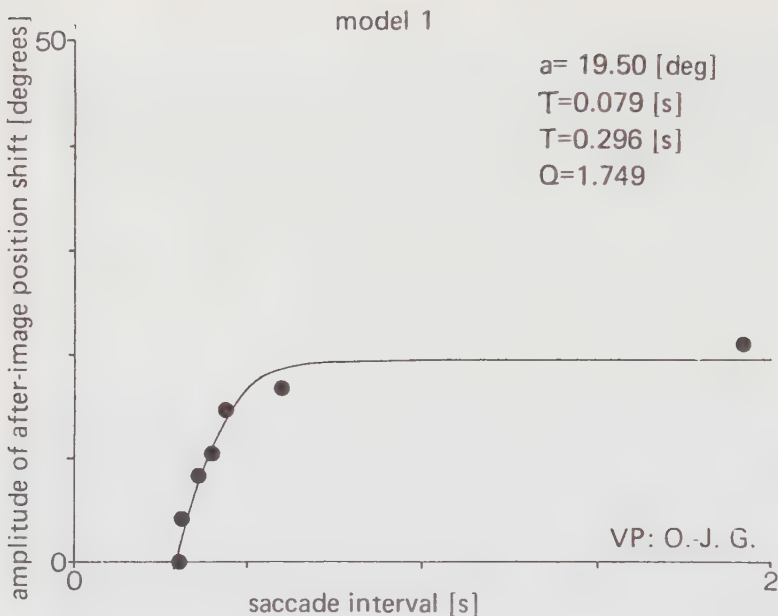


Abb. 15: Zeitkonstante τ und Totzeit T bei ein- und zweistufigem Filtermodell bei einer erfahrenen Versuchsperson.
 Lautsprecherabstand: 38.16°

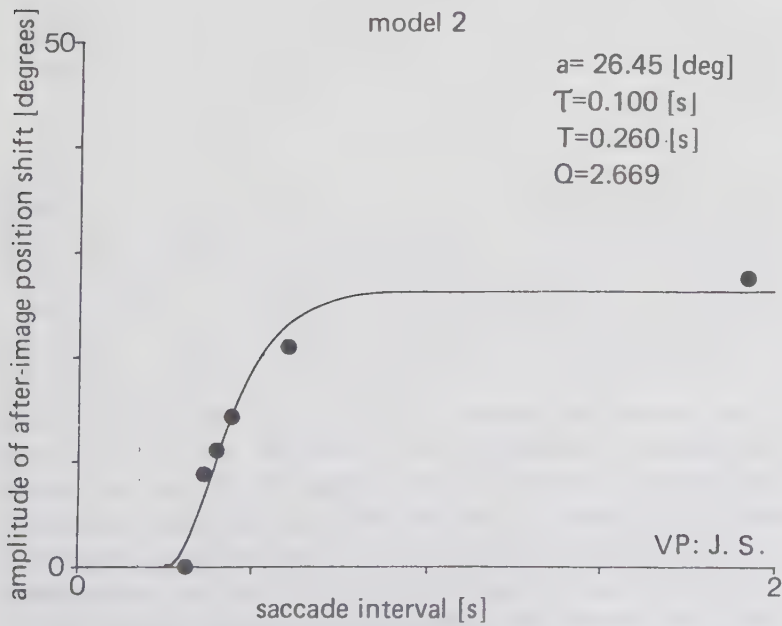
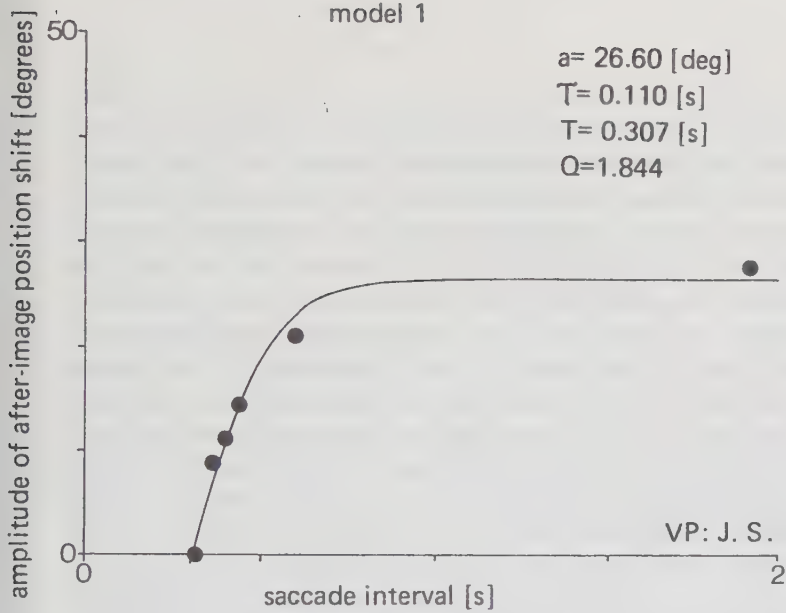


Abb. 16: Dasgleiche wie in Abb. 15 bei einer unerfahrenen VP.

Der Recalibrierungsprozeß des Ortswertes der Netzhaut beginnt möglicherweise schon vor der Saccade, nämlich mit dem neuronalen prämotorischen Saccadenkommando. Er wirkt sich jedoch erst nach der Saccade im Bereich der zentralnervösen Repräsentation des extrapersonalen Raumes aus, da T größer als die Saccadendauer ist. Vor allem aber überdauert dieser Recalibrierungswert die Saccade. Dies ist ein sinnvoller Mechanismus. Nimmt man an, daß große Saccaden zwischen 60 und 80 msec dauern, und erst danach erneut ein stabiles Bild auf der Netzhaut entworfen wird, das zur Konturwahrnehmung geeignet ist, so wird es mindestens weitere 250 msec dauern, bis ein einigermaßen komplettes Bild der Umwelt im neuronalen Erregungsmuster der Hirnrinde generiert ist.

Viele Autoren haben mit anderen psychophysischen Methoden diesen Zeitablauf zu messen versucht, wobei einige Hinweise für einen unterbrochenen Prozeß oder eine nicht gleichbleibende Zeitfunktion gefunden wurden (Auersperg, Sprockhoff, 1935; Matin, 1965, 1966, 1969, 1970, 1982, 1983; Bischof und Kramer, 1968; Galley, 1976). Die vorliegenden Daten sind sehr gut durch eine einfache Zeitfunktion beschrieben, die die Wirkung eines ein oder zweistufigen Filtersystems anzeigt, das zusätzlich eine Totzeit von 180 bis 330 msec hat. Beim einstufigen und zweistufigen Modell variiert die Zeitkonstante zwischen den Versuchspersonen (beim einstufigen Modell zwischen 40 und 260 msec bei einem Mittelwert von 122 msec, beim zweistufigen Modell zwischen 50 und 240 msec bei einem Mittelwert von 95 msec). Der Vorteil dieses experimentellen Paradigmas liegt darin, daß der optische Reiz auf der Retina stabilisiert war und keine äußeren visuellen Stimuli verwendet wurden. Ohne solch ein räumliches Bezugssystem wird der Recalibrierungsprozeß der retinalen Raumwerte seine Endstufe erst nach 600 - 800 msec erreichen. Offensichtlich benötigt die "richtige" Recalibrierung des Ortswertes der Netzhaut ein vorhandenes geometrisches Muster. Die vorliegenden Nachbildexperimente zeigen, daß der Recalibrierungsfaktor kleiner als 1 ist, wenn das Experiment in einem leeren Raum gemacht wird. Dies ist natürlich nicht mehr der Fall, wenn ein Bezugssystem vorhanden ist.

Wenn simultan zu dem Nachbild ein stationärer gemusterter visueller Stimulus vorgegeben wird, wird die Bewegung des Nachbildes über diesem gut strukturierten visuellen Hintergrund wahrgenommen und die Recalibrierung der retinalen Raumwerte scheint natürlich zuzunehmen. Daraus ist zu folgern, daß afferente retinale Signale die durch die Bildbewegungen repräsentierenden Efferenzkopiesignale modifizieren. Dies könnte auch der Fall sein für die Zeitkonstante und die Totzeit T der Gleichungen (b) und (c). Bei Vorgabe eines gut strukturierten Musters ergibt die Messung des Nachbildpositionswechsels erhebliche Schwierigkeiten, weil bei einer Saccadenfrequenz von über zwei Saccaden pro sec dieser "äußere visuelle Stimulus" räumlich unstabil wird und seinen Platz entgegengesetzt der saccadischen Augenbewegungen zu wechseln scheint (Purkyně, 1825).

Zusätzlich zu der langsamen Recalibrierung der retinalen Raumwerte, ergaben diese experimentellen Daten ein zweites ziemlich langsames Phänomen: Die Nachbildverdoppelung bei einer Saccadenfrequenz von über 2 Saccaden pro Sekunde. Es scheint ein anderes visuelles System vorhanden zu sein, das - unabhängig von der nächsten Saccade - bezüglich der Musterwahrnehmung im extrapersonalen Raum ein visuelles Muster für ca. 500 msec an seinem Platz hält. Die Nachbildverdoppelungserscheinung war bei einer Saccadenfrequenz von 2.5 Saccaden pro Sekunde klarer als bei 2 Saccaden pro Sekunde; vermutlich ist es mit einem Prozeß in Zusammenhang zu bringen, der mit einer langsamen Zeitkonstante wirkt (vielleicht 400 ms). Soweit wurde keine Methode gefunden, die Zeitkonstante des Nachbildverdoppelungsphänomens präzise zu messen.

Die Tatsache, daß sich cortical erzeugte Migräne-Phosphene bei Augenbewegungen wie ein retinales Nachbild verhalten, bestätigt die Annahme, daß die Zeitkonstanten der Recalibrierung des Ortswertes der Netzhaut ebenfalls Zeitkonstanten der Recalibrierung des Ortswertes des zentralen visuellen Systems sind, wobei die Netzhaut fest an das zentrale visuelle System angeschlossen zu sein scheint.

Die Vermutung Mach's (1886), daß die "falsche Nachbild-lokalisation" wahrscheinlich "einen gewissen Werth für Verhinderung der Desorientierung bei Augenbewegungen" hat, läßt sich auch durch die in dieser Arbeit gemessenen zeitlichen Abläufe zur Recalibrierung der retinalen Raumwerte bestätigen.

Es wird vorausgesetzt, daß wir über die Stellung unseres eigenen Körpers im Raume als des Bezugssystems für die Orientierung jederzeit unterrichtet sind: Die visuelle Wahrnehmung und Orientierung sind während der saccadischen Augenbewegungen - trotz des Zusammenbruchs der visuellen Richtungskonstanz - gut erhalten.

Mach Kant ist der Raum "eine notwendige Vorstellung a priori, die allen äußeren Anschauungen zugrundeliegt. Man kann sich niemals eine Vorstellung davon machen, daß kein Raum da sei, ob man sich gleich wohl vorstellen kann, daß keine Gegenstände darin angetroffen werden." (Kritik der reinen Vernunft, 2.Aufl.1787, Nachdruck Verlag Th. Knaur Nachf., Berlin und Leipzig, keine Jahresangabe, S. 52)

Auf der Suche nach einer Erklärung über Raumwahrnehmung und Orientierung scheint dieser Satz auch heute noch der Ausgangspunkt aller diesbezüglichen Untersuchungen zu sein.

Zusammenfassung

Wenn man in den extrapersonalen Raum schaut, lassen saccadische Augenbewegungen das Bild über die Retina gleiten. Normalerweise wird dann während der retinalen Bildbewegung keine Bewegung wahrgenommen. Die retinalen Koordinaten werden relativ zu den extrapersonalen Raumkoordinaten innerhalb kurzer Zeit recalibriert. Während horizontaler Hin- und Hersaccaden bei einer maximalen Alternationsfrequenz beobachtet man jedoch Oscillopsie (Purkyně, 1825), was anzeigt, daß die Recalibrierung dann nicht vollständig ist.

Die Recalibrierungszeitkonstante der retinalen Raumwerte wurde mit einer neuen Nachbildtechnik gemessen. 10 Versuchspersonen führten horizontale auditorische Saccaden in totaler Dunkelheit aus (0,5 bis 4,5 Sacc. s^{-1}). Bei einer Saccadenfrequenz unter 0,8 Sacc. s^{-1} beobachtete die Versuchsperson während der Saccaden eine Bewegung(oder einen Positionswechsel) des fovealen Nachbildes (0,2 Grad im Durchmesser). Das Nachbild schien jedoch seine Endposition langsamer zu erreichen als das Blickzentrum (Stadium 1). Bei einer Saccadenfrequenz über 1,5 Sacc. s^{-1} verminderte sich die wahrgenommene Amplitude der Nachbildbewegung mit ansteigender Saccadenfrequenz (Stadium 2). Wenn die Saccadenfrequenz über 2 Sacc. s^{-1} lag, nahm die Versuchsperson gleichzeitig zwei stationäre Nachbilder wahr, und zwar an den Saccadenendpositionen (Stadium 3). Ein weiteres Ansteigen der Saccadenfrequenz reduzierte den Abstand dieser beiden Nachbilder. Bei einer Saccadenfrequenz über 3,2 bis 3,6 Sacc. s^{-1} wurde schließlich nur ein stationäres Nachbild in einer Mittelposition zwischen den zwei Lautsprechern gesehen (Stadium 4). Die Saccadenamplitude blieb innerhalb eines Frequenzbereichs von 4,5 Sacc. s^{-1} unverändert.

In Modellrechnungen wurden ein einstufiges lineares Filter und ein zweistufiges lineares Filter untereinander verglichen. Für Daten von 5 Versuchspersonen stellte ein einstufiges Filter eine bessere Annäherung dar als ein zweistufiges. Für 5 Versuchspersonen galt das Umgekehrte.

Sowohl in den einleitenden Kapiteln, als auch in der Diskussion

wird darauf hingewiesen, daß es zur Erklärung des Mechanismus der Raumkonstanz der Sendinge und Sehrichtungen bei Augenbewegungen verschiedene Ansätze gibt. Die aus den Versuchsergebnissen möglichen Folgerungen fügen sich dem allgemeinen Rahmen gut ein und lassen sich am besten anhand der Hypothese der Efferenzkopie interpretieren.

Auswertungsprotokolle

Lautsprecherabstand: 38.8°

Eichwinkel: 38.8°

saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
Vn: K 1		
Vp: F.S.		
1.42	42.1 ± 1.48	29.3 ± 1.10
1.66	37.6 ± 2.16	26.2 ± 0.82
2	37.1 ± 2.98	18.6 ± 0.67
2.28	39.2 ± 3.01	17.5 ± 0.58
2.64	39.4 ± 3.12	6.1 ± 0.35
2.94	38.5 ± 2.74	0
Vn: K 2		
Vp: F.S.		
1.42	40.1 ± 3.45	32.0 ± 1.08
1.66	39.2 ± 2.89	30.7 ± 0.98
2	36.7 ± 2.56	22.6 ± 0.79
2.28	38.3 ± 2.16	7.8 ± 0.62
2.64	38.2 ± 2.47	5.0 ± 0.41
2.94	38.4 ± 2.07	0
Vn: K 3		
Vp: G.S.		
1.42	37.12 ± 1.49	7.9 ± 0.87
1.66	35.95 ± 2.59	6.14 ± 0.67
2	38.57 ± 3.8	5.35 ± 0
2.28	35.56 ± 1.8	3.18 ± 0.67
2.64	42.3 ± 4.3	2.08 ± 0
2.94	39.2 ± 1.7	2.68 ± 1.28
3.34	44.62 ± 2.88	2.0 ± 0
3.58	37.5 ± 2.99	1.6 ± 0
3.84	39.48 ± 3.0	0

saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
Vn: K 4		
Vp: F.O.		
1.42	36.97 ± 2.96	33.45 ± 0.78
1.66	38.0 ± 4.79	27.56 ± 0.74
2	33.48 ± 2.18	20.74 ± 0.74
2.28	31.04 ± 2.64	15.39 ± 0.05
2.64	28.9 ± 2.25	15.3 ± 0.39
2.94	29.6 ± 1.63	9.87 ± 0.64
3.34	36.3 ± 1.88	2.68 ± 0
3.58	36.32 ± 4.5	0
Vn: K 5		
Vp: F.O.		
1.42	44.07 ± 1.51	21.73 ± 1.68
1.66	42.69 ± 3.09	19.24 ± 1.69
2	40.5 ± 2.55	11.64 ± 0
2.28	39.29 ± 2.02	6.47 ± 0
2.64	39.16 ± 1.24	3.23 ± 0
2.94	38.32 ± 1.55	0
Vn: K 6		
Vp: L.O.		
1.42	49.77 ± 1.48	19.75 ± 0.71
1.66	47.0 ± 2.41	15.69 ± 0.83
2	46.69 ± 3.77	14.51 ± 1.41
2.28	46.27 ± 3.52	13.90 ± 1.66
2.64	45.28 ± 1.38	13.58 ± 0.71
2.94	45.05 ± 2.16	6.07 ± 0.56
3.34	43.83 ± 2.62	3.50 ± 1.18
3.58	44.48 ± 2.27	2.59 ± 0
3.84	43.35 ± 0.73	0

saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
-----------------	---	--

Vn: K 7

Vp: S.L.

1.66	49.08 ± 1.46	14.41 ± 1.1
2	41.61 ± 1.87	12.71 ± 0.97
2.28	43.96 ± 1.77	11.16 ± 1.37
2.64	41.09 ± 0.92	8.81 ± 1.46
2.94	40.78 ± 1.63	6.14 ± 0.97
3.34	40.1 ± 1.89	0

Vn: K 8

Vp: J.S.

1.42	57.26 ± 3.91	21.83 ± 1.28
1.66	52.93 ± 4.1	15.43 ± 1.09
2	51.38 ± 6.56	12.03 ± 0.81
2.28	50.06 ± 3.15	11.39 ± 0.48
2.64	48.5 ± 2.96	6.61 ± 0.54
2.94	55.47 ± 5.63	5.82 ± 0.75
3.34	51.54 ± 2.52	4.53 ± 0.69
3.58	46.46 ± 2.1	3.66 ± 0.34
3.84	42.61 ± 3.82	0

Vn: K 9

Vp: K.S.

1.42	58.20 ± 1.11	12.86 ± 1.01
1.66	55.26 ± 0.76	11.51 ± 0.74
2	60.0 ± 0.99	9.92 ± 0.47
2.28	61.57 ± 0.9	8.54 ± 0.5
2.64	57.4 ± 0.71	6.93 ± 0.59
2.94	49.43 ± 0.72	2.75 ± 0.32
3.34	39.55 ± 1.2	0

saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
Vn: K 10		
Vp: U.D.		
1.66	37.08 ± 1.20	17.39
2	40.63 ± 1.48	16.06
2.28	39.11 ± 1.97	13.38
2.64	39.51 ± 1.94	10.70
2.94	39.06 ± 2.10	8.03
3.34	39.84 ± 2.4	4.68
3.58	40.07 ± 1.12	0
Vn: K 11		
Vp: O.-J.G.		
1.1	48.45 ± 1.23	12.04
1.42	46.58 ± 2.78	8.07
1.66	49.81 ± 1.41	8.03
2	53.17 ± 1.69	6.69
2.28	49.70 ± 2.21	5.35
2.64	51.47 ± 1.55	4.01
2.94	45.86 ± 1.42	0
Vn: K 12		
Vp: O.-J.G.		
0.52	47.06 ± 1.78	23.28
0.8	43.16 ± 0.92	23.28
1.12	42.95 ± 1.45	20.69
1.42	42.13 ± 1.31	15.52
1.66	43.74 ± 0.85	14.23
2	43.97 ± 1.86	12.29
2.28	44.77 ± 1.99	11.64
2.64	46.30 ± 1.41	11.64
2.94	43.69 ± 1.57	9.05
3.34	44.39 ± 1.34	7.76
3.58	44.67 ± 1.73	5.17
3.84	46.97 ± 2.79	0

saccades s ⁻¹	Amplitude of horizontal saccades °s (degrees)	Change in after-image position °s (degrees)
-----------------------------	--	--

Vn: K 13

Vp: G.S.

1.66	41.35 ± 1.66	20.69
2	37.34 ± 1.96	18.11
2.28	45.50 ± 1.82	12.93
2.64	44.71 ± 2.12	10.35
2.94	44.23 ± 2	10.35
3.34	44 ± 1.65	9
3.58	41.23 ± 1.23	5.17
3.84	40.45 ± 0.73	0

Vn: K 14

Vp: G.C.

0.24	46.56 ± 0	34.24
0.78	44.77 ± 0	27.39
1.42	43.46 ± 1.2	27.39
1.66	44.03 ± 1.72	23.07 ± 1.37
2	38.75 ± 1.93	20.72 ± 1.53
2.64	48.23 ± 1.78	12.16 ± 1.19
2.94	45.22 ± 3.3	6.85 ± 0
3.34	48.50 ± 1.49	3.42
3.58	45.41 ± 1.85	0
3.84	45.58 ± 1.29	0
4.2	46.89 ± 3.14	0
4.6	44.42 ± 1.8	0

Mittelwerte von 10 Versuchspersonen ($K_1 - K_{14}$)

(1) Amplitude of horizontal saccades $\pm$ (degrees)

saccades s^{-1}	$\bar{x}$	n	s	$s_{\bar{x}}$
1.42	45.56	10	7.5	2.38
1.66	44.05	12	6.7	1.93
2	43.2	12	7.9	2.3
2.28	43.1	12	8.1	2.33
2.64	43.29	12	7.42	2.14
2.94	42.08	12	6.61	1.91
3.34	43.03	8	5.09	1.80
3.58	41.7	6	4.32	1.76
3.84	42.75	4	2.52	1.26

(2) Change in afterimage position $\pm$ s (degrees)

saccades s^{-1}	$\bar{x}$	n	s	$s_{\bar{x}}$
1.42	22.13	10	8.43	2.67
1.66	18.61	12	7.1	2.05
2	14.85	12	5.08	1.47
2.28	11.36	12	4.53	1.26
2.64	8.27	12	3.98	1.15
2.94	3.93	12	3.40	0.98
3.34	1.73	12	1.94	0.56
3.58	0.65	12	1.26	0.36
3.84	0	12	0	0

Vnn: K 15 - K 22

Vp: O.-J.G.

Lautsprecherabstand: 12.87 ° Eichwinkel: 38.8 °

saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
0.52	28.34 ± 0.9	12.13
1.66	25.05 ± 1.47	12.13
2.28	21.52 ± 0.61	9.70
2.5	23.40 ± 1.21	7.28
2.78	24.94 ± 2.18	2.43
3.24	28.74 ± 1.79	0
3.34	23.84 ± 0.62	0
0.52	20.41 ± 2.84	9.7
1.66	27.52 ± 1.71	8.62
2.28	30.42 ± 1.14	8.62
2.5	29.47 ± 2.92	7.54
2.78	28.03 ± 1.25	5.39
3.24	30.39 ± 0.74	0
3.34	32.13 ± 1.01	0
4	32.56 ± 1.09	0
0.52	29.10 ± 0.75	13.58
1.66	33.63 ± 0.91	11.64
2.28	29.23 ± 1.34	10.67
2.5	29.64 ± 1.08	11.64
2.78	28.24 ± 1.46	9.70
3.24	33.09 ± 3.93	6.79
3.34	30.72 ± 1.33	0
4	27.48 ± 0.63	0

saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
0.52	34.92 ± 1.09	16.49
1.66	36.78 ± 2.20	14.55
2.28	33.37 ± 2.14	11.64
2.5	29.95 ± 3.03	7.76
2.70	31.74 ± 2.53	5.83
3.24	31.40 ± 2.87	0
3.34	29.77 ± 3.15	0
4	27.94 ± 1.55	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	28.19	12.97
1.66	30.74	11.64
2.28	28.61	10.16
2.5	28.12	8.55
2.78	28.24	5.84
3.24	30.9	1.7
3.34	29.1	0
4	29.33	0

Lautsprecherabstand: 17.10 °

Eichwinkel: 38.8 °

saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
-----------------	---	--

0.52	32.66 ± 0.45	16.98
1.66	25.78 ± 1.50	14.55
2.28	32.24 ± 1.91	7.28
2.5	34.23 ± 1.48	3.64
2.78	35.59 ± 1.49	0
3.24	33.81 ± 1.75	0
3.34	36.72 ± 0.79	0
4	39.71 ± 1.12	0

0.52	41.80 ± 1.89	20.48
1.66	38.80 ± 1.06	18.32
2.28	32.07 ± 0.93	16.17
2.5	37.80 ± 1.29	7.54
2.78	41.93 ± 2.90	4.31
3.34	37.12 ± 0.63	0
4	34.73 ± 0.63	0

0.52	34.27 ± 1.67	18.26
1.66	34.60 ± 1.24	10.27
2.28	33.63 ± 0	10.27
2.5	35.89 ± 2.2	7.97
2.78	36.69 ± 2.07	3.42
3.24	35.70 ± 1.72	0
3.34	34.27 ± 3.52	0
4	34.92 ± 0	0

saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades °s (degrees)	Change in after- image position °s (degrees)
0.52	34.01 ± 0.83	11.64
1.56	36.36 ± 1.58	11.64
2.28	34.82 ± 1.95	10.67
2.5	32.88 ± 2.21	7.76
2.78	34.79 ± 3.64	5.82
3.24	31.61 ± 2.03	0
3.34	30.72 ± 1.71	0
4	28.48 ± 3.02	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	35.68	16.84
1.66	33.88	13.69
2.28	33.19	11.1
2.5	35.2	6.73
2.78	37.25	3.39
3.24	35.52	0
3.34	34.71	0
4	34.46	0

Lautsprecherabstand: 25.42 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position ±s (degrees)
0.52	44.83 ± 1.69	20.97
1.66	38.73 ± 2.12	12.58
2.28	36.13 ± 1.62	12.58
2.5	43.31 ± 3.39	10.49
2.78	43.56 ± 0.94	6.29
3.24	42.20 ± 2.32	4.19
3.34	38.55 ± 1.04	0
4	37.24 ± 1.56	0
0.52	43.40 ± 1.87	20.97
1.66	43.11 ± 2.13	17.52
2.28	42.46 ± 1.77	17.52
2.5	42.67 ± 0.66	13.77
2.78	42.0 ± 1.08	8.76
3.24	42.39 ± 0	0
3.34	42.69 ± 0	0
4	43.90 ± 0.79	0
0.52	41.18 ± 1.5	20.54
1.66	50.44 ± 2.19	12.55
2.28	51.64 ± 4	12.55
2.5	45.68 ± 2.79	11.41
2.78	49.88 ± 3	6.85
3.24	43.58 ± 1.98	4.56
3.34	48.99 ± 4	0
4	44.67 ± 3.67	0

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd(degrees)	Change in after- image position ± (degrees)
0.52	40.60 ± 0	31.04
1.66	41.23 ± 2.3	17.46
2.28	40.60 ± 1.28	15.52
2.5	40.24 ± 0	13.58
2.78	47.48 ± 3.26	13.58
3.24	45.12 ± 2.51	6.79
3.34	45.15 ± 2.56	0
4	43.73 ± 2.47	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	44.57	25.02
1.66	43.83	15.02
2.28	42.71	14.5
2.5	49.98	12.8
2.78	45.73	8.87
3.24	43.32	3.89
3.34	43.85	0
4	42.38	0

Lautsprecherabstand: 38.16 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ₋₁	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	48.65 ± 1.55	20.97
1.66	47.47 ± 1.47	16.78
2.28	48.34 ± 1.81	14.68
2.5	51.73 ± 1.45	10.49
2.78	49.89 ± 1.29	8.39
3.24	54.50 ± 0.96	4.19
3.34	50.99 ± 1.55	0
4	50.96 ± 1.22	0
0.52	48.50 ± 2.57	23.71
1.66	53.67 ± 2.16	18.32
2.28	47.89 ± 1.77	19.40
2.5	48.13 ± 1.73	19.40
2.78	46.04 ± 2.58	12.93
3.24	46.51 ± 2.21	6.47
3.34	44.60 ± 2.12	0
4	51.35 ± 2.37	0
0.52	45.40 ± 1.73	29.67
1.66	55.50 ± 3.12	20.54
2.28	61.11 ± 3.38	15.98
2.5	52.38 ± 2	11.41
2.78	54.81 ± 2.48	4.56
3.24	50.36 ± 2.41	0
3.34	49.66 ± 3.07	0
4	47.72 ± 1.07	0

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	49.48 ± 3.51	16.49
1.66	50.19 ± 3.91	19.40
2.28	59.89 ± 3.41	13.58
2.5	60.26 ± 2.14	11.64
2.78	61.44 ± 3.76	5.82
3.24	56.65 ± 2.33	0
3.34	53.16 ± 2.51	0
4	50.12 ± 0	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	48.0	22.71
1.66	51.70	18.76
2.28	54.31	15.91
2.5	53.13	13.23
2.78	53.05	7.92
3.24	52.0	2.67
3.34	49.6	0
4	50.04	0

Lautsprecherabstand: 42.33 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
-----------------	---	---

0.52	57.71 ± 1.91	24.25
1.66	52.14 ± 2.63	21.83
2.28	54.90 ± 1.85	12.13
2.5	54.35 ± 1.89	9.70
2.78	56.74 ± 0.64	7.28
3.24	55.82 ± 0.68	4.85
3.34	56.32 ± 1.25	3.64
4	52.38 ± 1.37	0

0.52	61.33 ± 2.10	26.28
1.66	54.52 ± 3.80	25.03
2.28	62.48 ± 2.03	17.52
2.5	62.95 ± 2.3	7.51
2.78	62.30 ± 2.28	5.0
3.24	63.05 ± 2.23	0
3.34	60.31 ± 1.16	0
4	59.66 ± 1.33	0

0.52	56.26 ± 1.07	34.24
1.66	59.75 ± 2.13	22.82
2.28	57.86 ± 2.21	22.82
2.5	57.21 ± 2.55	19.40
2.78	61.50 ± 6.16	6.85
3.24	58.20 ± 1.70	0
3.34	59.05 ± 2.06	0
4	60.02 ± 2.33	0

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	63.43 ± 1.07	34.92
1.66	64.93 ± 3.74	21.34
2.28	63.10 ± 1.83	14.55
2.5	57.97 ± 3.17	14.55
2.78	56.81 ± 1.85	5.82
3.24	57.13 ± 2.75	5.82
3.34	56.26 ± 3.37	0
4	50.56 ± 5.43	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	59.68	29.93
1.66	57.83	22.75
2.28	59.59	16.76
2.5	58.12	12.79
2.78	59.34	6.24
3.24	58.56	2.67
3.34	57.99	0.91
4	55.66	0

Lautsprecherabstand: 47.85 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
-----------------------------	---	---

0.52	63.49 ± 0	25.22
1.66	57.9 ± 3.32	19.40
2.28	65.11 ± 3.77	16.49
2.5	62.11 ± 3.99	9.70
2.78	58.20 ± 4.91	0
3.24	56.31 ± 3.8	0
3.34	56.51 ± 3.95	0
4	57.91 ± 2.58	0

0.52	52.43 ± 0	43.65
1.66	57.05 ± 1.18	26.68
2.28	51.88 ± 1.67	16.98
2.5	55.56 ± 2.81	7.28
2.78	53.20 ± 0.79	4.85
3.24	52.98 ± 0.81	2.43
3.34	51.72 ± 0.85	0
4	55.96 ± 0.85	0

0.52	60.19 ± 1.71	30.18
1.66	50.57 ± 0.56	25.87
2.28	61.37 ± 2.23	19.40
2.5	58.42 ± 3.27	25.87
2.78	65.35 ± 2.43	17.24
3.24	60.57 ± 3.68	8.62
3.34	59.63 ± 1.69	0
4	55.95 ± 1.10	0

Saccades s ⁻¹	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
0.52	55.07 ± 1.84	34.24
1.66	66.47 ± 3.01	26.25
2.28	60.26 ± 2.21	26.25
2.5	63.49 ± 3.73	18.26
2.78	64.99 ± 2.5	11.41
3.24	63.22 ± 6.06	0
3.34	60.07 ± 4.80	0
4	58.54 ± 3.54	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	57.79	33.32
1.66	58	24.55
2.28	59.65	19.78
2.5	60	15.28
2.78	60.44	8.38
3.24	58.27	5.37
3.34	56.98	0
4	57.09	0

Lautsprecherabstand: 55.52 °

Blickwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
-----------------------------	---	---

0.52	59.50 ± 2.37	37.75
1.66	60.99 ± 2.35	25.17
2.28	60.97 ± 2.85	16.78
2.5	58.08 ± 2.77	16.78
2.78	54.91 ± 3.57	14.68
3.24	54.78 ± 2.78	12.58
3.34	58.95 ± 2.24	0
4	53.86 ± 2.51	0

0.52	72.74 ± 2.56	32.54
1.66	67.25 ± 2.3	21.28
2.28	65.02 ± 1.72	20.03
2.5	67.82 ± 2.22	15.02
2.78	72.47 ± 1.86	5.01
3.24	68.48 ± 1.33	0
3.34	67.62 ± 1.52	0
4	67.9 ± 1.61	0

0.52	56.28 ± 1.30	43.36
1.66	64.66 ± 2.78	38.8
2.28	69.98 ± 1.14	36.52
2.5	70.09 ± 1.73	20.54
2.78	60.35 ± 3.04	13.69
3.24	66.19 ± 2.72	7.99
3.34	65.62 ± 3.88	4.56
4	67.10 ± 2.03	0

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	56.98 ± 0	29.10
1.66	59.98 ± 0	28.13
2.28	60.02 ± 1.12	15.52
2.5	63.14 ± 1.23	9.70
2.78	61.30 ± 2.28	5.82
3.24	60.59 ± 2.75	3.88
3.34	60.62 ± 1.58	0
4	61.18 ± 2.10	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	61.38	35.69
1.66	63.2	28.35
2.28	64	22.21
2.5	64.78	15.5
2.78	62.26	9.8
3.24	62.5	6.12
3.34	63.09	1.14
4	63.09	0

Lautsprecherabstand: 64.55 ° Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
0.52	76.72 ± 1.62	33.56
1.66	75.48 ± 2.28	25.17
2.28	74.95 ± 3.09	20.97
2.5	66.61 ± 2.29	14.68
2.78	67.99 ± 1.66	12.58
3.24	72.19 ± 1.72	8.39
3.34	68.98 ± 1.40	0
4	69.84 ± 1.21	0
0.52	77.34 ± 3.7	35.57
1.66	65.77 ± 2.69	19.40
2.28	68.95 ± 1.71	18.59
2.5	64.41 ± 2.1	13.74
2.78	69.29 ± 1.86	11.32
3.24	65.68 ± 2.63	11.32
3.34	64.66 ± 1.58	4.85
4	56.81 ± 1.94	0
0.52	76.99 ± 2.1	31.29
1.66	73.27 ± 3.01	27.54
2.28	76.21 ± 2.3	22.53
2.5	66.7 ± 2.17	18.77
2.78	69.58 ± 1.91	10.01
3.24	70.33 ± 2.26	6.26
3.34	68.42 ± 2.43	0
4	71.13 ± 4.56	0

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades $\pm$ sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	73.10 $\pm$ 0.86	32.98
1.66	71.98 $\pm$ 1.32	34.92
2.28	66.77 $\pm$ 1.52	17.46
2.5	67.48 $\pm$ 1.94	11.64
2.78	64.44 $\pm$ 2.23	5.82
3.24	65.07 $\pm$ 1.43	0
3.34	60.85 $\pm$ 2.43	0
4	57.07 $\pm$ 2.70	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	76.04	33.35
1.66	71.63	26.76
2.28	71.72	19.89
2.5	66.3	14.71
2.78	67.83	9.93
3.24	68.32	6.49
3.34	65.73	1.21
4	63.71	0

Vnn: K 23 - K 26

Vp: J.St.

Lautsprecherabstand: 12.87 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
-----------------------------	--	---

0.52	23.54 ± 0.57	9.70
1.66	25.20 ± 0.97	9.70
2.28	21.89 ± 0.89	7.76
2.5	18.90 ± 1.08	4.85
2.78	18.90 ± 1.25	4.85
3.24	17.81 ± 0.73	0
3.34	18.19 ± 1.10	0
4	16.91 ± 0.99	0

0.52	32.11 ± 0	10.12
1.66	21.27 ± 1.59	6.75
2.28	20.07 ± 1.34	5.90
2.5	27.87 ± 3.43	5.90
2.78	22.48 ± 1.12	0
3.24	18.73 ± 1.08	0
3.34	21.41 ± 1.34	0
4	18.40 ± 1.27	0

 $\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	27.83	9.91
1.66	23.24	8.23
2.28	20.98	6.83
2.5	23.39	5.36
2.78	20.69	2.43
3.24	18.27	0
3.34	19.8	0
4	17.66	0

Lautsprecherabstand: 17.10 ° Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s-1	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
-----------------	---	---

0.52	40.65 ± 2.86	18.85
1.66	41.09 ± 2.95	15.52
2.28	34.04 ± 2.53	11.09
2.5	39.58 ± 2	7.76
2.78	34.08 ± 0.74	4.43
3.24	36.36 ± 1.75	0
3.34	37.53 ± 1.96	0
4	41.0 ± 1.69	0

0.52	29.10 ± 0	13.58
1.66	29.39 ± 5.80	12.61
2.28	26.94 ± 1.08	10.67
2.5	30.48 ± 0.70	7.76
2.78	23.23 ± 2.36	0
3.24	19.56 ± 2.17	0
3.34	18.38 ± 0	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	34.88	16.21
1.66	35.24	14.06
2.28	30.89	10.88
2.5	35.03	7.76
2.78	28.66	2.22
3.24	27.96	0
3.34	27.90	0

Lautsprecherabstand: 25.42 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	44.79 ± 2.07	28.82
1.66	46.46 ± 1.71	22.17
2.28	47.27 ± 1.76	15.52
2.5	37.67 ± 3.15	15.52
2.78	39.05 ± 1.75	11.09
3.24	37.86 ± 1.57	0
3.34	45.35 ± 1.77	0
4	42.73 ± 3.64	0

0.52	40.96 ± 2.35	23.28
1.66	41.21 ± 2.13	15.52
2.28	41.46 ± 1.39	12.61
2.5	32.41 ± 1.44	5.82
2.78	32.36 ± 2.28	4.85
3.24	27.30 ± 0.94	0
3.34	25.68 ± 0.95	0
4	28.14 ± 0.92	0

 $\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	42.88	26.05
1.66	43.84	18.85
2.28	44.37	14.06
2.5	35.04	10.67
2.78	35.71	7.97
3.24	32.58	0
3.34	35.52	0
4	35.44	0

Lautsprecherabstand: 38.16 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
-----------------------------	---	---

0.52	54.72 ± 1.15	27.71
1.66	50.16 ± 1.57	21.06
2.28	50.96 ± 1.89	14.41
2.5	52.30 ± 2.51	11.09
2.78	46.02 ± 1.37	8.87
3.24	50.61 ± 1.30	0
3.34	44.49 ± 1.45	0
4	46.21 ± 0.79	0

0.52	53.66 ± 1.11	29.10
1.66	55.92 ± 2.31	19.40
2.28	53.23 ± 1.40	15.52
2.5	42.68 ± 3.40	11.64
2.78	43.09 ± 3.05	9.70
3.24	39.77 ± 2.41	7.76
3.34	40.66 ± 2.13	0
4	38.59 ± 2.61	0

 $\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	54.19	28.41
1.66	53.05	20.23
2.28	52.1	14.97
2.5	47.49	11.37
2.78	44.56	9.37
3.24	45.19	3.88
3.34	42.58	0
4	42.4	0

Lautsprecherabstand: 42.33 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s-1	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
-----------------	--	---

0.52	66.14 ± 0.97	26.61
1.66	54.48 ± 2.54	17.74
2.28	58.20 ± 1.02	13.30
2.5	53.35 ± 2.01	8.87
2.78	51.92 ± 1.60	6.65
3.24	52.10 ± 2.77	0
3.34	44.67 ± 1.78	0
4	46.56 ± 1.26	0

0.52	44.17 ± 1.57	27.83
1.66	47.39 ± 1.35	20.24
2.28	44.58 ± 1.73	18.56
2.5	44.68 ± 2.10	15.18
2.78	44.33 ± 1.77	13.50
3.24	43.34 ± 1.45	6.75
3.34	43.57 ± 1.01	0
4	44.33 ± 1.68	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	55.16	27.22
1.66	50.94	18.99
2.28	51.39	15.93
2.5	49.02	12.03
2.78	48.13	10.08
3.24	47.72	3.38
3.34	44.12	0
4	45.45	0

Lautsprecherabstand: 47.85 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
0.52	70.97 ± 2.93	30.49
1.66	70.09 ± 1.23	20.32
2.28	66.51 ± 2.88	16.63
2.5	61.27 ± 1.88	10.16
2.78	46.24 ± 3.72	9.70
3.24	48.50 ± 2.26	0
3.34	46.26 ± 2.57	0
4	43.78 ± 1.7	0

0.52	51.18 ± 1.49	26.99
1.66	52.65 ± 1.28	16.87
2.28	50.87 ± 1.77	18.56
2.5	51.58 ± 2.28	11.81
2.78	47.64 ± 3.13	5.06
3.24	45.27 ± 0.86	0
3.34	53.89 ± 0.86	0
4	52.05 ± 2.27	0

 $\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	61.88	28.74
1.66	61.55	23.74
2.28	59.62	19.55
2.5	53.27	13.23
2.78	55.71	9.23
3.24	55.85	5.06
3.34	54.88	0
4	55.2	0

Lautsprecherabstand: 55.52 °

Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s ⁻¹	Amplitude of hori- zontal saccades ±s (degrees)	Change in after- image position (degrees)
0.52	65.13 ± 1.52	26.61
1.66	62.17 ± 3.88	22.17
2.28	60.50 ± 3.41	18.85
2.5	54.15 ± 2.59	13.30
2.78	54.62 ± 4.09	6.65
3.24	55.43 ± 2.50	0
3.34	55.43 ± 0	0
4	55.43 ± 0	0

0.52	59.17 ± 1.10	28.68
1.66	60.92 ± 3.26	25.30
2.28	58.74 ± 2.43	20.24
2.5	52.38 ± 3.36	13.15
2.78	56.80 ± 1.84	11.81
3.24	56.26 ± 1.94	10.12
3.34	54.32 ± 0.97	0
4	54.96 ± 1.13	0

 $\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	62.15	27.65
1.66	61.55	23.74
2.28	59.62	19.55
2.5	53.27	13.23
2.78	55.71	9.23
3.24	55.85	5.06
3.34	54.88	0
4	55.2	0

Lautsprecherabstand: 64.55 ° Eichwinkel: 38.8 °

Saccades s-1	Amplitude of horizontal saccades ±sd. (degrees)	Change in after-image position (degrees)
0.52	76.68 ± 1.69	35.47
1.66	68.18 ± 1.80	28.82
2.28	64.43 ± 4.16	11.09
2.5	64.43 ± 4.73	11.09
2.78	62.08 ± 1.71	8.87
3.24	59.86 ± 2.30	5.54
3.34	59.41 ± 2.99	0
4	59.59 ± 1.29	0

0.52	70.56 ± 1.77	29.52
1.66	77.13 ± 2.52	22.77
2.28	70.81 ± 4.97	22.77
2.5	68.44 ± 2.21	13.15
2.78	62.25 ± 2.93	10.12
3.24	67.90 ± 2.85	0
3.34	66.54 ± 2.79	0
4	67.03 ± 1.71	0

$\bar{x}$ (Mittelwerte)

0.52	73.62	32.5
1.66	72.66	25.8
2.28	67.55	16.93
2.5	66.44	12.12
2.78	62.17	9.5
3.24	63.88	2.77
3.34	62.98	0
4	63.31	0

Vnn: K 15 - 26

Vpp: O.-J.G. - J.S.

Saccade frequency
(saccades s^{-1})

Time interval between
saccades (s)

0.52

1.92

1.66

0.60

2.28

0.44

2.5

0.40

2.78

0.36

3.24

0.31

3.34

0.30

4

0.25

Relative change in horizontal after image position
(percent of the value at 0.5 saccades s^{-1})

Vnn: K 15 - 22 Vp: 0.-J.G.

	0.52	1.66	2.28	2.5	2.78	3.24	3.34	4	sacc.fre. (sacc. s^{-1})
dist.of aud.targ. (degrees)									
12.87 °	100	89.75	78.33	65.92	45.03	13.11	0	0	°/o
17.10	100	71.29	65.91	39.96	20.13	0	0	0	°/o
25.42 °	100	60.03	57.95	51.16	35.45	15.55	0	0	°/o
38.16	100	82.61	70.06	58.26	34.87	11.76	0	0	°/o
42.33	100	76.01	56.00	42.73	20.85	8.92	3.04	0	°/o
47.85 °	100	73.68	59.36	46.52	29.41	10.12	0	0	°/o
55.52 °	100	79.43	62.23	43.43	27.46	17.15	3.19	0	°/o
64.55 °	100	80.24	59.64	44.11	29.78	19.46	3.63	0	°/o
$\bar{x}$	100	77.88	63.69	49.01	30.37	12.76	1.23	0	°/o
s.d.	0	8.64	7.46	8.93	8.16	6.12	1.71	0	°/o

Relative change in horizontal after image position
(percent of the value at 0.5 saccades s^{-1})

Vnn: K 23 - 26

Vp: J.S.

	0.52	1.66	2.28	2.5	2.78	3.24	3.34	4	sacc.fre. (sacc.s ⁻¹)
dist.of aud.targ. (degrees)									
12.87 °	100	83.05	68.92	54.09	24.52	0	0	0	°/o
17.10 °	100	86.74	67.12	47.87	13.70	0	0	0	°/o
25.42 °	100	72.36	53.97	40.96	30.60	0	0	0	°/o
38.16 °	100	71.21	52.71	40.02	32.98	13.66	0	0	°/o
42.33 °	100	69.76	58.52	44.20	37.03	14.25	0	0	°/o
47.85 °	100	64.72	61.24	38.24	25.68	0	0	0	°/o
55.52	100	85.86	70.71	47.85	33.38	18.30	0	0	°/o
64.55	100	79.38	52.09	37.29	29.23	8.52	0	0	°/o
$\bar{x}$	100	76.64	60.66	43.82	28.39	6.84	0	0	°/o
s.d.	0	8.22	7.53	5.79	7.21	7.77	0	0	°/o

Amplitude of horizontal saccades and change in afterimage position in dependance of auditory targets

Vnn: K 15 - 22

Vp: O.-J.G.

Distance of aud. targets (degrees)	Amplitude of hori- zontal saccades (degrees)	Change in after- image position (degrees)
---------------------------------------	--	---

at 0.52
sacc.s⁻¹

12.87 °	28.19	12.97
17.10 °	35.68	16.84
25.42 °	44.57	25.02
30.16 °	48.0	22.71
42.33 °	59.68	29.93
47.85 °	57.79	33.32
55.52 °	61.88	35.69
65.55 °	76.04	33.35

at 1.66
sacc.s⁻¹

12.87 °	30.74	11.64
17.10 °	33.88	13.69
25.42 °	43.83	15.02
38.16 °	51.70	18.76
42.33 °	57.83	22.75
47.85 °	58.0	24.55
55.52 °	63.2	28.35
65.55 °	71.63	26.76

	Distance of aud. targets (degrees)	Amplitude of hori- zontal saccades (degrees)	Change in after- image position (degrees)
at 2.28 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	28.61	10.16
	17.10 °	33.19	11.10
	25.42 °	42.71	14.5
	38.16 °	54.31	15.91
	42.33 °	59.59	16.76
	47.85 °	59.65	19.78
	55.52 °	64	22.21
	65.55 °	71.72	19.89
at 2.5 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	28.12	8.55
	17.10 °	35.2	11.1
	25.42 °	42.71	14.5
	38.16 °	53.13	13.23
	42.33 °	58.12	12.79
	47.85 °	60.0	15.28
	55.52 °	64.78	15.5
	65.55 °	66.3	14.71
at 2.78 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	28.24	8.55
	17.10 °	35.2	3.39
	25.42 °	45.73	8.87
	38.16 °	53.05	7.92
	42.33 °	59.34	6.24
	47.85 °	60.44	8.38
	55.52 °	62.26	9.8
	65.55 °	67.83	9.93

	Distance of aud. targets (degrees)	Amplitude of hori- zontal saccades (degrees)	Change in after- image position (degrees)
at 3.24			
sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	30.9	1.7
	17.10 °	35.52	0
25.	25.42 °	43.32	3.89
	38.16 °	52.0	2.67
42.3	42.33 °	58.56	2.67
	47.85 °	58.27	5.37
	55.52 °	62.5	6.12
	65.55 °	68.32	6.49
at 3.34			
sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	29.1	0
	17.10 °	34.71	0
	25.42 °	43.85	0
	38.16 °	49.6	0
	42.33 °	57.99	0.91
	47.85 °	56.98	0
	55.52 °	63.09	1.14
	65.55 °	65.73	1.21
at 4			
sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	29.33	0
	17.10 °	34.46	0
	25.42 °	42.38	0
	38.16 °	50.04	0
	42.33 °	55.66	0
	47.85 °	57.09	0
	55.52 °	62.5	0
	65.55 °	63.71	0

Amplitude of horizontal saccades and change in afterimage position in dependance on distance of auditory targets

Vnn: K 23 - 26

Vp: J.S.

	Distance of aud. targets (degrees)	Amplitude of hori- zontal saccades (degrees)	Change in after- image position (degrees)
at 0.52 sacc.s ⁻¹			
12.87 °	27.83	9.91	
17.10 °	34.88	16.21	
25.42 °	42.88	26.05	
38.16 °	54.19	28.41	
42.33 °	55.16	27.22	
47.85 °	61.88	28.74	
55.52 °	62.15	27.65	
64.55 °	73.62	32.5	
at 1.66 sacc.s ⁻¹			
12.87 °	23.24	8.23	
17.10 °	35.24	14.06	
25.42 °	43.84	18.85	
38.16 °	53.05	20.23	
42.33 °	50.94	18.99	
47.85 °	61.37	18.6	
55.52 °	61.55	23.74	
64.55 °	72.66	25.8	

Distance of aud.
targets (degrees)

Amplitude of hori-
zontal saccades
(degrees)

Change in after-
image position
(degrees)

at 2.28
sacc.s⁻¹

12.87 °	20.98	6.83
17.10 °	30.89	10.88
25.42 °	44.37	14.06
38.16 °	52.1	14.97
42.33 °	51.39	15.93
47.85 °	58.69	17.6
55.52 °	59.62	19.55
64.55 °	67.55	16.93

at 2.5
sacc.s⁻¹

12.87 °	23.39	5.36
17.10 °	35.03	7.76
25.42 °	35.04	10.67
38.16 °	47.49	11.37
42.33 °	49.02	12.03
47.85 °	56.43	10.99
55.52 °	53.27	13.23
64.55 °	66.44	12.12

at 2.78
sacc.s⁻¹

12.87 °	20.69	2.43
17.10 °	28.66	2.22
25.42 °	35.71	7.97
38.16 °	44.56	9.37
42.33 °	48.13	10.08
47.85 °	46.94	7.38
55.52 °	55.71	9.23
64.55 °	62.17	9.5

t	Distance of aud. targets (degrees)	Amplitude of hori- zontal saccades (degrees)	Change in after- image position (degrees)
at 3.24 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	18.27	0
	17.10 °	27.96	0
	25.42 °	32.58	0
	38.16 °	45.19	3.88
	42.33 °	47.72	3.38
	47.85 °	46.89	0
	55.52 °	55.85	5.06
	64.55 °	63.88	2.77
at 3.34 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	19.8	0
	17.10 °	27.96	0
	25.42 °	35.52	0
	38.16 °	42.58	0
	42.33 °	44.12	0
	47.85 °	50.08	0
	55.52 °	54.88	0
	64.55 °	62.98	0
at 4 sacc.s ⁻¹			
	12.87 °	17.66	0
	17.10 °	-	0
	25.42 °	35.44	0
	38.16 °	42.4	0
	42.33 °	45.45	0
	47.85 °	47.92	0
	55.52 °	55.2	0
	64.55 °	63.31	0

Relationship between amplitude of horizontal auditory saccades A_s and change in horizontal afterimage position A_a in dependence on saccade frequency ($A_a = aA_s + b$)

Vnn: K 15 - 22 Vp: O.-J.G.

saccades s^{-1}	$y = ax + b$	r
0.52	$y = 0.4505x + 3.0391$	0.7533
1.66	$y = 0.3908x + 0.1557$	0.7939
2.28	$y = 0.2580x + 2.9491$	0.6849
2.50	$y = 0.1889x + 2.8001$	0.5245
2.78	$y = 0.1037x + 2.1760$	0.3392
3.24	$y = 0.1034x + 2.0037$	0.3535
3.34	$y = 0.0309x - 1.1436$	0.3111
4	$y = 0$	0

Vnn: K 23 - 26 Vp: J.S.

saccades s^{-1}	$y = ax + b$	r
0.52	$y = 0.4059x + 3.6915$	0.8607
1.66	$y = 0.3045x + 3.2661$	0.8587
2.28	$y = 0.2261x + 3.6955$	0.7644
2.50	$y = 0.1412x + 3.9805$	0.5931
2.78	$y = 0.1917x - 0.9477$	0.6665
3.24	$y = 0.0646x - 0.8452$	0.2833
3.34	$y = 0$	0
4	$y = 0$	0

Vnn: K 15 - 26

Vpp: O.-J.G. + J.S.

saccades s^{-1}	$y = ax + b$	r
0.52	$y = 0.4350x + 3.2917$	0.7773
1.66	$y = 0.3596x + 1.3334$	0.8023
2.28	$y = 0.2499x + 3.0910$	0.7076
2.5	$y = 0.1799x + 2.9107$	0.5505
2.78	$y = 0.1235x + 1.4138$	0.4333
3.24	$y = 0.0940x - 1.7154$	0.3604
3.34	$y = 0.0215x - 0.7487$	0.2805
4	$y = 0$	0

Vn: K 27

Vp: O.-J.G.

Eichwinkel: 38.8 °

Dist.of aud. targets	sacc.fre. (sacc.s ⁻¹)	Amplitude of hori- zontal saccades		Change in after- image position (degrees)
		±s.d.(degrees)		
12.87 °	0.18	29.10	± 2.78	15.09
		29.10	± 0	17.24
	0.36	23.28	± 0	15.09
		27.16	± 1.94	12.93
	0.56	25.22	± 0	12.93
		29.10	± 0	15.09
	0.76	27.65	± 1.86	12.93
		26.52	± 2.33	10.78
	0.96	22.89	± 2.52	15.09
		28.27	± 2.91	12.93
17.10 °	0.18	38.0	± 2.62	13.93
		39.94	± 0	17.91
	0.36	42.99	± 0.66	13.93
		44.34	± 0	18.90
	0.56	34.24	± 0	13.93
		43.98	± 0.64	13.93
	0.76	38.04	± 3.5	15.92
		42.13	± 0	11.94
	0.96	35.0	± 0.94	11.94
		38.06	± 0.64	15.92
25.42 °	0.18	53.25	± 1.32	23.88
		45.78	± 6.21	17.91
	0.36	44.51	± 2.28	18.90
		46.56	± 4.11	16.91
	0.56	49.76	± 4.95	17.91
		46.87	± 1.29	17.91
	0.76	45.65	± 3.95	18.90
		42.63	± 2.90	19.90
	0.96	44.56	± 2.48	17.91
		44.50	± 1.88	15.92

Dist.of aud. targets	sacc.fre. (sacc.s ⁻¹)	Amplitude of hori- zontal saccades ±s.d. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
38.16 °	0.18	62.51 ± 1	24.87
		58.49 ± 0.98	28.85
	0.36	64.05 ± 2.96	19.90
		60.73 ± 1.23	18.90
	0.56	64.31 ± 2.96	19.90
		58.31 ± 0.82	20.89
	0.76	56.46 ± 3.95	19.90
		64.10 ± 1.4	19.90
	0.96	53.69 ± 2	24.78
		63.73 ± 2.63	18.90
42.33 °	0.18	52.03 ± 1.02	32.33
		52.91 ± 0	24.79
	0.36	56.44 ± 0	31.26
		52.30 ± 0	26.94
	0.56	52.91 ± 0	26.94
		50.61 ± 0	23.71
	0.76	51.15 ± 0	19.40
		47.23 ± 0	21.56
	0.96	52.91 ± 0	21.56
		48.63 ± 1.27	17.24
47.85 °	0.18	64.67	40.96
		51.73	32.33
	0.36	64.67	40.96
		51.73	32.33
	0.56	62.82	29.10
		59.96	29.10
	0.76	60.97	26.94
		63.49	23.71
	0.96	59.12	26.94
		61.73	28.02

Dist.of aud. targets	sacc.fre. (sacc.s ⁻¹)	Amplitude of hori- zontal saccades ±s.d. (degrees)	Change in after- image position (degrees)
55.52 °	0.18	63.74 ± 3.92	40.96
		60.97 ± 0	40.96
	0.36	64.67 ± 0	43.11
		61.34 ± 2.4	36.64
	0.56	66.51 ± 0	32.33
		60.40 ± 0.88	36.64
	0.76	66.51 ± 0	32.33
		61.73 ± 3.05	34.49
	0.96	64.67 ± 0	38.8
		60.62 ± 3.12	29.10
64.55 °	0.18	72.75	45.27
		68.65	47.42
	0.36	67.90	45.27
		65.66	47.42
	0.56	63.05	43.11
		68.85	36.64
	0.76	72.75	45.27
		64.17	47.42
	0.96	63.05	43.11
		65.66	36.64

Saccade frequency (sacc.s ⁻¹)	Time interval between saccades (s)
0.18	5.56
0.36	2.78
0.56	1.79
0.76	1.32
0.96	1.04

Relative change in horizontal after-image-position
(percent of the value at 0.18 saccades s^{-1})

Vn: K 27

Vp: O.-J.G.

	0.18	0.36	0.56	0.76	0.96	sacc.fre. (sacc.s ⁻¹)
dist.of aud.targ. (degrees)						
12.87 °	100	86.64	86.64	73.35	86.64	°/o
17.10 °	100	103.08	87.55	87.55	87.55	°/o
25.42 °	100	85.64	85.64	92.82	80.96	°/o
38.16 °	100	72.23	75.95	74.09	81.31	°/o
42.33 °	100	101.89	88.69	71.71	67.93	°/o
47.85 °	100	83.79	79.40	69.11	74.98	°/o
55.52 °	100	97.36	84.20	81.57	82.89	°/o
64.55 °	100	100.0	86.04	100.0	86.04	°/o
$\bar{x}$	100	91.32	84.26	81.28	81.04	°/o
s.d.	0	10.94	4.37	11.19	6.66	°/o

Vn: K 28 .

Vp: O.-J.G.

Sacc. frequency (sacc.s ⁻¹)	Change in afterimage position (degrees)	
0.2	33.74	
0.32	31.21	
0.5	25.30	
1.64	20.24	
2	16.87	
2.26	8.43	
2.58	7.59	
2.76	10.27	6.75
3.28	5.06	
3.6	0	
4	0	

with head movement

0.52	32.05
1.06	29.52
1.62	42.17
2.24	32.9
2.76	28.68
3.6	11.81
4	11.81

10 SUBJECTS

VP

MODEL 1

	α [degrees]	τ [s]	τ [s]	Q
FB ₁	30.200	0.097	0.337	2.239
FB ₂	41.200	0.158	0.337	8.162
FB ₃	37.702	0.165	0.277	2.926
FB ₄	32.525	0.215	0.337	0.749
G.S.	9.550	0.203	0.257	0.399
L.M.	17.600	0.088	0.257	1.807
A.L.	13.900	0.058	0.296	0.359
J.S.	29.900	0.260	0.257	1.949
K.S.	12.600	0.086	0.296	0.313
U.B.	17.300	0.070	0.277	0.687
O.-J.G. ₁	15.880	0.056	0.337	0.953
O.-J.G. ₂	13.400	0.042	0.257	1.574
O.S.	20.400	0.090	0.257	4.751
G.C.	28.100	0.120	0.277	0.544
$\bar{x}$	22.876	0.122	0.290	1.958
s.d.	10.177	0.067	0.034	2.170
s.d. $\bar{x}$	2.720	0.018	0.009	0.580

10 S U B J E C T S

VP

M O D E L 2

	a [degrees]	τ [s]	T [s]	Q
FB ₁	28.640	0.069	0.322	3.058
FB ₂	34.880	0.083	0.337	4.563
FB ₃	37.680	0.146	0.217	3.840
FB ₄	25.240	0.112	0.320	0.312
G.S.	9.740	0.190	0.170	0.282
L.M.	16.900	0.060	0.247	1.744
A.L.	13.680	0.050	0.276	0.636
J.S.	30.900	0.240	0.155	1.454
K.S.	12.100	0.063	0.280	0.451
U.B.	17.150	0.062	0.250	0.882
O.-J.G. ₁	15.780	0.050	0.315	1.370
O.-J.G. ₂	12.820	0.023	0.257	2.366
O.S.	22.900	0.119	0.180	3.643
G.C.	25.400	0.067	0.281	2.272
$\bar{x}$	21.701	0.095	0.258	1.919
s.d.	8.973	0.060	0.059	1.413
s.d. _{$\bar{x}$}	2.398	0.016	0.016	0.378

VP: O.-J.G.

M O D E L 1

dist.of
aud.targ.:

12.87 ⁰	a [degrees]	τ [s]	T [s]	Q
1.	12.500	0.077	0.307	0.872
2.	9.200	0.041	0.307	0.153
3.	11.600	0.015	0.296	1.766
4.	16.100	0.080	0.307	0.324
$\bar{x}$	12.350	0.053	0.304	0.779
s.d.	2.862	0.031	0.006	0.726
s.dx	1.431	0.016	0.003	0.363

dist.of
aud.targ.:

17.10 ⁰				
1.	17.000	0.093	0.358	0.055
2.	20.500	0.091	0.307	3.234
3.	16.800	0.124	0.307	3.882
4.	11.800	0.053	0.307	0.174
$\bar{x}$	16.525	0.090	0.320	1.836
s.d.	3.579	0.029	0.026	2.006
s.dx	2.363	0.015	0.013	1.003

dist.of
aud.targ.:

25.42 ⁰				
1.	18.200	0.092	0.296	5.027
2.	23.700	0.076	0.307	7.299
3.	17.300	0.077	0.296	5.258
4.	25.500	0.083	0.296	16.825

	a [degrees]	τ [s]	T [s]	Q
$\bar{x}$	21.175	0.082	0.298	8.602
s.d.	4.039	0.007	0.006	5.576
s.dx	2.020	0.004	0.003	2.788
dist.of aud.targ.:				
38.16 ⁰				
1.	19.500	0.079	0.296	1.749
2.	21.000	0.040	0.296	3.650
3.	28.700	0.130	0.307	3.160
4.	18.200	0.077	0.296	2.286
$\bar{x}$	21.850	0.082	0.299	2.711
s.d.	4.708	0.037	0.006	0.854
s.dx	2.354	0.018	0.003	0.427
dist.of aud.targ.:				
42.33 ⁰				
1.	25.000	0.169	0.247	1.065
2.	27.200	0.110	0.307	4.165
3.	30.200	0.078	0.307	13.357
4.	34.350	0.170	0.296	6.927
$\bar{x}$	29.188	0.132	0.289	6.378
s.d.	4.048	0.455	0.286	5.232
s.dx	2.024	0.022	0.014	2.616
dist.of aud.targ.:				
47.85 ⁰				
1.	44.000	0.220	0.296	3.108
2.	26.400	0.039	0.296	10.117
3.	31.200	0.067	0.307	5.884
4.	22.600	0.047	0.358	3.466
$\bar{x}$	31.050	0.093	0.314	5.644

	a [degrees]	τ [s]	T [s]	Q
s.d.	9.323	0.085	0.030	3.227
s.dx	4.661	0.043	0.015	1.613
dist.of aud.targ.:				
55.52 ⁰				
1.	35.300	0.120	0.296	24.060
2.	30.000	0.105	0.307	9.772
3.	44.500	0.135	0.246	16.945
4.	30.400	0.128	0.296	3.192
$\bar{x}$	35.050	0.122	0.286	13.492
s.d.	6.745	0.129	0.027	9.010
s.dx	3.373	0.006	0.014	4.505

dist.of
aud.targ.:

64.55⁰

1.	31.100	0.093	0.296	8.169
2.	34.200	0.190	0.247	8.949
3.	30.200	0.078	0.296	2.794
4.	35.200	0.115	0.307	6.703
$\bar{x}$	32.675	0.119	0.287	6.661
s.d.	2.402	0.049	0.027	2.741
s.dx	1.201	0.025	0.013	1.371

VP: 0.-J.G.

M O D E L 2

dist.of
aud.targ.:

12.87 ⁰	a [degrees]	τ [s]	T [s]	Q
1.	12.32	0.049	0.310	0.245
2.	9.06	0.028	0.310	0.120
3.	11.4	0.006	0.300	1.200

	a [degrees]	s	T [s]	Q
4.	15.8	0.061	0.290	0.476
$\bar{x}$	12.145	0.036	0.303	0.510
s.d.	2.797	0.024	0.009	0.483
s.dx	1.398	0.012	0.005	0.241
dist.of aud.targ.:				
17.10 ⁰				
1.	16.44	0.064	0.345	0.247
2.	19.8	0.049	0.320	1.559
3.	17.66	0.155	0.210	4.211
4.	11.68	0.040	0.300	0.162
$\bar{x}$	16.395	0.077	0.293	1.545
s.d.	3.436	0.053	0.059	1.889
s.dx	1.718	0.026	0.029	0.945
dist.of aud.targ.:				
25.42 ⁰				
1.	19.06	0.112	0.225	4.789
2.	23.15	0.061	0.285	8.153
3.	17.8	0.088	0.240	5.134
4.	30.1	0.190	0.135	12.192
$\bar{x}$	22.528	0.113	0.221	7.567
s.d.	5.541	0.055	0.063	3.434
s.dx	2.770	0.028	0.031	1.717
dist.of aud.targ.:				
38.16 ⁰				
1.	19.50	0.073	0.260	1.823
2.	21.06	0.037	0.280	3.925
3.	28.325	0.111	0.260	4.560

	a [degrees]	s	T	Q
4.	17.84	0.046	0.305	1.0269
$\bar{x}$	21.681	0.066	0.276	2.834
s.d.	4.620	0.033	0.021	1.679
s.dx	2.310	0.017	0.011	0.839
dist.of aud.targ.:				
42.33 ⁰				
1.	24.8	0.128	0.215	0.553
2.	26.325	0.063	0.315	1.584
3.	28.48	0.039	0.320	11.979
4.	34.7	0.187	0.185	6.138
$\bar{x}$	28.576	0.104	0.259	5.063
s.d.	4.353	0.067	0.069	5.209
s.dx	2.176	0.033	0.034	2.605
dist.of aud.targ.:				
47.85 ⁰				
1.	43	0.150	0.265	3.107
2.	27.3	0.047	0.265	11.411
3.	30.65	0.048	0.300	5.536
4.	22.10	0.029	0.360	3.808
$\bar{x}$	30.763	0.069	0.298	5.966
s.d.	8.884	0.055	0.045	3.771
s.dx	4.442	0.028	0.022	1.886
dist.of aud.targ.:				
55.52 ⁰				
1.	37.35	0.187	0.140	12.744
2.	28.2	0.066	0.295	10.836
3.	42.7	0.072	0.265	8.350
4.	29.52	0.072	0.310	2.471
$\bar{x}$	34.443	0.099	0.253	8.600

	a [degrees]	s	T [s]	Q
s.d.	6.827	0.586	0.077	4.465
s.dx	3.414	0.029	0.039	2.232
dist.of aud.targ.:				
64.55 ⁰				
1.	31.48	0.096	0.240	6.706
2.	34.4	0.190	0.145	8.426
3.	30.0	0.066	0.270	2.903
4.	34.7	0.069	0.315	1.867
$\bar{x}$	32.645	0.105	0.242	4.976
s.d.	2.284	0.058	0.072	3.102
s.dx	1.142	0.029	0.036	1.551

VP: J.S.

Model 1

dist.of
aud.targ.:

12.87 ⁰	a degrees	s	T s	Q
1.	9.8	0.067	0.307	0.376
2.	8.2	0.031	0.358	1.787
$\bar{x}$	9.0	0.049	0.333	1.082
s.d.	1.131	0.025	0.036	0.998
s.dx	0.800	0.018	0.025	0.706

dist.of
aud.targ.:

17.10 ⁰				
1.	18.700	0.110	0.307	0.291
2.	13.000	0.033	0.358	0.376
$\bar{x}$	15.850	0.072	0.333	0.334
s.d.	4.031	0.054	0.361	0.060
s.dx	2.850	0.039	0.026	0.042

dist.of
aud.targ.:

25.42 ⁰				
1.	26.400	0.082	0.307	4.842
2.	23.000	0.150	0.307	2.272
$\bar{x}$	24.700	0.116	0.307	3.557
s.d.	2.404	0.048	0.000	1.817
s.dx	1.700	0.034	0.000	1.285

dist.of
aud.targ.:

38.16 ⁰				
1.	26.600	0.110	0.307	1.844
2.	27.300	0.120	0.296	8.531
$\bar{x}$	26.950	0.115	0.302	5.188
s.d.	0.495	0.007	0.008	4.728
s.dx	0.350	0.005	0.006	3.343

dist.of
aud.targ.:

42.33 ⁰	a (degrees)	s	T (s)	d
1.	25.700	0.137	0.307	2.085
2.	24.200	0.064	0.296	6.605
$\bar{x}$	24.950	0.101	0.302	4.345
s.d.	1.061	0.052	0.008	3.196
s.dx	0.750	0.037	0.006	2.260

dist.of

aud.targ.:

47.85 ⁰				
1.	28.900	0.121	0.307	5.326
2.	24.100	0.093	0.307	9.052
$\bar{x}$	26.500	0.107	0.307	7.189
s.d.	3.394	0.020	0.000	2.635
s.dx	2.400	0.014	0.000	1.863

dist.of
aud.targ.:

55.52 ⁰				
1.	25.600	0.083	0.307	1.917
2.	27.700	0.081	0.296	9.269
$\bar{x}$	26.650	0.082	0.302	5.593
s.d.	1.485	0.001	0.008	5.199
s.dx	1.050	0.001	0.005	3.676

dist.of
aud.targ.:

64.55 ⁰				
1.	36.000	0.162	0.296	5.567
2.	27.300	0.074	0.307	5.360
$\bar{x}$	31.650	0.118	0.302	5.464
s.d.	6.152	0.062	0.008	0.146
s.dx	4.350	0.044	0.006	0.104

VP: J.S.

Model 2

dist.of
aud.targ.:

12.87 ⁰	a degrees	s	T s	Q
1.	9.66	0.048	0.300	0.522
2.	7.88	0.020	0.355	1.879
$\bar{x}$	8.770	0.034	0.328	1.201
s.d.	1.259	0.020	0.039	0.960
s.dx	0.890	0.014	0.028	0.679

dist.of
aud.targ.:

17.10 ⁰				
1.	17.72	0.067	0.300	0.582
2.	13.2	0.036	0.337	1.089
$\bar{x}$	15.460	0.052	0.319	0.809
s.d.	3.196	0.022	0.026	0.397
s.dx	2.260	0.016	0.019	0.281

dist.of
aud.targ.:

25.42 ⁰				
1.	26.72	0.084	0.260	5.921
2.	22.55	0.122	0.260	2.954
$\bar{x}$	24.635	0.103	0.260	4.438
s.d.	2.949	0.027	0.000	2.098
s.dx	2.085	0.019	0.000	1.484

dist.of
aud.targ.:

38.16 ⁰				
1.	26.45	0.100	0.260	2.669
2.	28.35	0.153	0.187	5.362
$\bar{x}$	27.400	0.127	0.224	4.016
s.d.	1.343	0.037	0.052	1.904
s.dx	0.950	0.027	0.037	1.347

dist.of
aud.targ.:

42.33 ⁰	a degrees	s	T s	Q
1.	25.72	0.126	0.248	2.822
2.	24.48	0.068	0.255	6.403
$\bar{x}$	25.100	0.097	0.252	4.613
s.d.	0.877	0.041	0.005	2.532
s.dx	0.620	0.029	0.004	1.791

dist.of
aud.targ.:

47.85 ⁰				
1.	29.3	0.127	0.235	5.941
2.	22.32	0.043	0.322	8.637
$\bar{x}$	25.810	0.085	0.279	7.289
s.d.	4.936	0.059	0.062	1.906
s.dx	3.490	0.042	0.044	1.348

dist.of
aud.targ.:

55.52 ⁰				
1.	24.400	0.043	0.322	1.810
2.	28.800	0.095	0.230	6.777
$\bar{x}$	26.340	0.069	0.276	4.294
s.d.	2.744	0.037	0.065	3.512
s.dx	1.940	0.026	0.046	2.484

dist.of
aud.targ.:

64.55 ⁰				
1.	35.860	0.131	0.253	4.546
2.	26.260	0.042	0.317	5.997
$\bar{x}$	31.060	0.086	0.285	5.272
s.d.	6.788	0.063	0.045	1.026
s.dx	4.800	0.045	0.032	0.726

LITERATURVERZEICHNIS

Adler, B., Collewyn, H., Curio, G., Grüsser, O.-J., Pause, M., Schroiter, U., Weiß, L.: Sigma-movement and Sigma-nystagmus: A new tool to investigate the gaze pursuit system and visual-movement perception in man and monkey, Vestibular and oculomotor physiology: Annals of the New York Academy of Sciences Vol. 374, International meeting of the Bárány Society, B. Cohen (ed.), 284 - 302 (1981)

Adrian, E.D., Mathews, R.: The action of light on the eye, Part I. The discharge of impulses in the optic nerve and its relation to the electrical changes in the retina. J. Physiol. 63, 378 - 414 (1927)

Adrian, E.D., Mathews, R.: The action of light on the eye. Part III. The interaction of retinal neurons. J. Physiol. 65, 273 - 298 (1928)

Aristotle: Parva naturalia: On dreams. Text and translation in: Aristotle, Works, Vol. VIII. Cambridge, Harvard Univ. Press, London, Heinemann p. 348 - 371

Auersperg, A.P., Sprockhoff, H. Experimentelle Beiträge zur Frage der Konstanz der Sehdinge und ihrer Fundierung. Pflügers Arch. 236, 301 - 320 (1935)

Baumgartner, G. Neuronal mechanisms of migrainous visual aura. In: Rose, C.F. (Ed.): Physiological aspects of clinical neurology. p. 111 - 121, Blackwell, Oxford 1977

Behrens, F., Grüsser, O.-J.: Optokinetic nystagmus, pursuit eye movements and apparent motion perception induced by intermittently illuminated stationary patterns. Exp. Brain Res. 30, R6 - R7 (1977)

Behrens, F., Grüsser, O.-J.: Bewegungswahrnehmung und Augenbewegungen bei Flickerbelichtung unbewegter visueller Muster. In: Augenbewegungsstörungen Neurophysiologie und Klinik, Kommerell (Herausgeber), Bergmann, München, 1978 pp 273 - 283

- Behrens, F., Grüsser, O.-J.: Smooth pursuit eye movements and optokinetic nystagmus elicited by intermittently illuminated stationary patterns. *Exp. Brain Res.* 37, 317 - 336 (1979)
- Bell, C.: On the motions of the eye. Royal Soc. London, 1823, 113, 166 - 186, (1823)
- Bischof, N., Kramer, B.: Untersuchungen und Überlegungen zur Richtungswahrnehmung bei willkürlichen sakkadischen Augenbewegungen. *Psychologische Forschung* 32, 195 - 218 (1968)
- Borries, G.V. Th.: "Fixation und Nystagmus", Kopenhagen, 1926 112 p
- Bridgeman, B., Hendry, D., Stark, L.: Failure to detect displacement of the visual world during saccadic eye movements. *Vision res.* 15, 719 - 722 (1975)
- Bridgeman, B.: Mechanisms of space constancy. In Hein, A., Jeannerod, M.: Spatially oriented behavior. Springer, New York, (1983) p 263 - 279
- Brindley, G.S., Lewin, W.S.: The sensations produced by electrical stimulation of the visual cortex. *J. Physiol. (Lond.)* 196, 479 - 494, (1968)
- Bücking, H. Baumgartner, G.: Klinik und Pathophysiologie der initialen neurologischen Symptome bei Migräne (Migraine ophthalmique, Migraine accompagnée). *Arch. Psychiat. Nervenheilkunde* 219, 37 - 52 (1974)
- Cannon, G.C., Robinson, D. A., Shamma Sh.: A proposed neural network for the integrator of the oculomotor system. *Biol. Cybern.* 49, 127 - 136 (1983)

Chase, R., Kalil, R.: Suppression of visual evoked responses to flashes and pattern shifts during voluntary saccades. *Vision Res.* 12, 215 - 220 (1972)

Cohen, D., Komatsuzaki, A.: Eye movements induced by stimulation of the pontine reticular formation: evidence for integration in oculomotor pathways. *Exp. Neurol.* 36, 101 - 117 (1972)

Collewyn, H., Curio, G., Grüsser, O.-J.: Spatially selective visual attention and generation of eye pursuit movements. *Human Neurobiol.* 1, 129 - 139 (1982)

Cords, R.: Die Ergebnisse der neueren Nystagmusforschung, *Zentralbl. für Ophthalm.* 9, 369 - 390 (1923)

Cords, R.: Zur Pathologie der Führungsbewegungen. *Albrecht v. Graefes Arch. Ophthalm.* 123, 173 - 218 (1930)

Cornelius, C.S.: Zur Theorie des räumlichen Vorstellens mit Rücksicht auf eine Nachbildlokalisation. *Z.f. Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane* 2, 164 - 179 (1891)

Darwin, E.: 1794/1796, *Zoonomia; or the laws of organic life*, Volume I, II. J. Johnson, London, 586 p and 722 p., reprint: AMS Press New York, 1974

Diefendorf, A.R., Dodge, R.: An experimental study of the ocular reactions of the insane from photographic records. *Brain*, 31, 451 - 464 (1908)

Dittler, R.: Über die Raumbfunktion der Netzhaut in ihrer Abhängigkeit vom Lagegefühl der Augen und vom Labyrinth. *Z. Sinnesphysiol.* 52, 274 - 310 (1921)

Dodge, R.: Five types of eye movement in horizontal meridian plane of the field of regard. *Amer. J. Physiol.* 8, 307 - 329, (1903)

Dodge, R.: The illusion of clear vision during eye movement. Psychol. Bull. 2, 193 - 199 (1905)

Erdmann, B., Dodge, R.: Psychologische Untersuchungen über das Lesen auf experimenteller Grundlage, Halle a.S.: Niemeyer, 1898, 360 p

Exner, S.: Die zu einer Gesichtswahrnehmung nötige Zeit. Sitz.Ber. der Wiener Akad. math.nat.Cl. 58, 601 - 632 (1868)

Finkelstein, D., Grüsser, O.-J.: Frog retina: detection of movement. Science 150, 1050 - 1051 (1965)

Fischer, M.H., Kornmüller, A.E.: Egozentrische Lokalisation Z. Sinnesphysiol. 61, 87 - 147 (1930a)

Fischer, M.H., Kornmüller, A.E.: Optokinetisch ausgelöste Bewegungswahrnehmung und optokinetischer Nystagmus. J.Psychol. Neurol. (Lpz.) 41, 273 - 308 (1930b)

Fischer, M.H., Kornmüller, A.E.: Egozentrische Lokalisation J.Psychol. u. Neurol. 41, 383 - 420 (1930/1931)

Galley, N.: Die Richtungswahrnehmung von primärem Bild und Hering'schem Nachbild im Verlauf schneller Augenbewegungen. Dr.med. Dissertation, Berlin 1974, 87 p

Gertz, H.: Über gleitende (langsame) Augenbewegung. Z. Sinnesphysiologie 49, 29 - 38 (1914)

Gibson, J.J.: Die Sinne und der Prozeß der Wahrnehmung (The senses considered as perceptual systems, 1966) Übers.v.Ivo Kohler und Erika Kohler u. Marina Groner. Hrsg.v. Ivo Kohler, Bern, Stuttgart, Wien: Huber 1973, 397 p

Göthlin, G.F.: Die Bewegungen und die physiologischen Konsequenzen der Bewegungen eines zentralen optischen Nachbildes in dunklem Blickfeld bei postrotatorischer und kalorischer Reizung des Vestibularapparates. *Nova acta reg. soc. scientiarum Upsaliensis*. Vol. extra ord. edit (Upsala), 1 - 68 (1927)

Gottschalk, Ch., Grüsser, O.-J., Lindau, M.: Tracking movement of the eyes elicited by auditory stimuli at a constant angular velocity. *Pflügers Arch.* 377, R46 (1978)

Gross, E., Vaughan, H. and Valenstein, E.: Inhibition of visual-evoked responses to patterned stimuli during voluntary eye movements. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.* 22, 204 - 209 (1967)

Grüsser-Cornehl, U., Grüsser, O.-J., Bullock, T.H.: Functional organisation of receptive fields of movement detecting neurons in the frogs retina. *Arch. Ges. Physiol.* 279, 88 - 93 (1964)

Grüsser, O.-J.: Metakontrast and the perception of the visual world. *Pflügers Archiv, Europ.J.Physiol.* 332, R 98 (1972)

Grüsser, O.-J., Grüsser-Cornehl, U.: Neurophysiologie des Bewegungssehens. Bewegungsempfindliche und richtungsspezifische Neurone im visuellen System. *Ergebn. Physiol.* 61, 178 - 256 (1969)

Grüsser, O.-J., Grüsser-Cornehl, U.: Neuronal mechanisms of visual movement perception and some psychophysical and behavioral correlations. In: *Handbook of Sensory Physiology*, R. Jung (ed.), Springer (1973)

Grüsser O.-J., Kulikowski, J.J., Pause, M., Wollensak, J.: Optokinetic nystagmus, Sigma optokinetic nystagmus and eye pursuit movements elicited by stimulation of an immobilized human eye. *J. Physiol.* 320, 21 P (1981)

Grüsser, O.-J., Münster, L.: unveröffentlicht (1973)

Gurevitch, B.: Possible role of higher proprioceptive centres in the perception of visual space. *Natur (Lond.)* 184, 1219 - 1220 (1959)

Helmholtz, H. von: *Handbuch der physiologischen Optik*, Voss Leipzig, 1866, 1334 p

Hering, E.: *Vom Ortssinne der Netzhaut. Beiträge zur Physiologie* Heft I, Leipzig 1861, 80 p

Hering, E.: *Der Raumsinn und die Bewegungen des Auges*. In: Hermann, L. (ed.): *Handbuch der Physiologie*. Vol. 3, 343 - 601, Vogel, Leipzig (1879)

Heywood, S.: Detection of displacement during saccades: Spatial and functional differences allied to preprogramming *Acta psychol.* 48, 141 - 149 (1981)

Heywood, S., Churcher, J.: Direction specific and position specific effects upon detection of displacements during saccadic eye movements. *Vis. res.* 21, 255 - 261 (1981)

Hillebrand, F.: *Die Ruhe der Objekte bei Blickbewegungen*. *Jahrb. Psychiat. u. Neurol.* 40, 213 - 265 (1920)

Hofe, K.v.: Über die absolute Lokalisation bei unwillkürlichen Augenbewegungen. *Archiv für Augenheilkunde*, 96, 85 - 96 (1925)

Hofmann, F.B.: *Die Lehre vom Raumsinn des Auges*. II, Springer Berlin, 1925, 667 p

Holst, E., von, Mittelstaedt, H.: *Das Reafferenzprinzip. Wechselwirkung zwischen Zentralnervensystem und Peripherie*. *Naturwissenschaften* 37, 464 - 476 (1950)

- Holt, E.B.: Eye movement and central anesthesia. Harv. Psychol. stud. 1, 3 - 45 (1903)
- Hubel, D.H.: Single unit activity in striate cortex of unrestrained cats. J. Physiol. 147, 226 - 238 (1959)
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N.: Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. J. Physiol. 160, 106 - 154 (1962)
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N.: Receptive fields of cells in striate cortex of very young, visually inexperienced kittens. J. Neurophysiol. 26, 994 - 1002 (1963)
- Hubel, D.H., Wiesel, T.N.: Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat. J. Neurophysiol. 28, 229 - 289 (1965)
- Jolly, F.: Über Flimmerskotom und Migraine. Berlin, Klin. Wschr. 39, 973 - 976 (1902)
- Jung, R.: Eine elektrische Methode zur mehrfachen Registrierung von Augenbewegungen und Nystagmus. Klin. Wschr. 18, 21 (1939)
- Jung, R.: Nystagmographie. Zur Physiologie und Pathologie des optisch-vestibulären Systems beim Menschen. In: Handbuch der inneren Medizin (edited by G.V. Bergmann) 4. Aufl., Bd. VII, Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg. (1953)
- Jung, R.: Optisch-vestibuläre Regulation der Augenbewegungen, des Bewegungssehens und der Vertikal-Horizontal-Wahrnehmung: Ein Beitrag zur optisch-vestibulären, optisch-oculomotorischen und optisch-gravizeptorischen Integration. In: Brain and Mind Problems. S. 185 - 226, Il pens. Scient. Verlag Rom. (1968)
- Jung, R.: Translokation corticaler Migränephosphene bei Augenbewegungen und vestibulären Reizen. Neurophysiologia 17, 173 - 185 (1979)

Kaila, E.: Die Lokalisation der Objekte bei Blickbewegungen. Psychologische Forschung 3, 60 - 77 (1923)

Kant, I.: Kritik der reinen Vernunft. 2.Aufl. 1787; Nachdr. Verl. Th.Knaur Nachf.Berlin und Leipzig, Keine Jahresangabe, 656 p

Kestenbaum, A.: Zur Entwicklung der Augenbewegungen und des optokinetischen Nystagmus. Albrecht von Graefes Arch. Opht. 124, 113 - 127 (1930)

Köhler, W.: Psychologische Probleme, Berlin, Springer 1933, 252 p.

Köllner, H.: Über die Abhängigkeit der räumlichen Orientierung von den Augenbewegungen. Klin. Wschr. 2, 482 - 484 (1923)

Koffka, K.: Principles of Gestalt Psychology. London: K. Paul, 1936, 720 p.

Kommerell, G., Klein, U.: Über die visuelle Regelung der Okulomotorik: Die optomotorische Wirkung exzentrischer Nachbilder. Vision Res. II, 905 - 920 (1971)

Kommerell, G., Täumer, R.: Investigations of the eye tracking system through stabilized retinal images. In: Cerebral control of eye movements and motion perception. J. Dichgans, E. Bizzi (eds.) 288 - 297, Karger, Basel (1972)

Kornmüller, E. A.: Eine experimentelle Anästhesie der äußeren Augenmuskeln am Menschen und ihre Auswirkungen. J. Psychol. Neurol. (Lpz) 41, 354 - 366 (1931)

Lamansky, S.: Bestimmung der Winkelgeschwindigkeit der Blickbewegung, respective Augenbewegung. Pflügers Archiv 2, 418 - 422 (1869)

Lashley, K.S.: Patterns of cerebral integration indicated by the scotomes of migraine. Arch. Neurol. Psychiatr. (Chicago) 46, 331 - 339 (1941)

Latour, P.: Visual Threshold during eye movements. Vision Res. 2, 261 - 262 (1962)

Leao, A.A.P.: Spreading depression of activity in the cerebral cortex. J. Neurophysiol. 7, 391 -396 (1944)

Leao A.A.P.: Further observations on the spreading depression of activity in the cerebral cortex, J. of Neurophysiol. 10, 409 - 414 (1947)

Lipps, Th.: Über eine falsche Nachbildlokalisation. Z.f.Psychol. und Physiol. der Sinnesorgane 1, 60 - 74 (1890)

Mach, E.: Die Analyse der Empfindungen und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Fischer, Jena (1896) 309 p, Fischer, Jena 1903, 294 p. English translation: The analysis of the sensations and the relation of the physical to the psychical. New York, Dover: 1959, 380 p.

MacKay, D.M.: Elevation of visual threshold by displacement of retinal image. Nature, Lond. 225, 90 - 92 (1970)

MacKay, D. M.: Visual stability and voluntary eye movements. In: R. Jung (ed) Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII 3 A: Central processing of visual information A: Integrative functions and comparative data, Springer: Berlin, Heidelberg New York 1973, p. 307 - 331

Mackensen, G.: Die Geschwindigkeit horizontaler Blickbewegungen Albrecht v. Graefes Arch. Ophtal. 160, 47 - 64 (1958)

Marx, E., Trendelenburg, W.: Über die Genauigkeit der Einstellung des Auges beim Fixieren. *Z.f.Sinnesphysiologie* 45, 87 -102 (1911)

Matin, L.: Eye movement and perceived visual direction. In: Jameson, D., Hurvich, L. (eds.): *Handbook of Sensory Physiology*, Springer Heidelberg 1972

Matin, L., Matin, E., Pola, J.: Visual perception of direction when voluntary saccades occur. I. Relation of visual direction of a fixation target extinguished before a saccade to a flash presented during the saccade. *Perception and Psychophysics* 5, 65 - 80 (1969)

Matin, L., Matin, E., Pola, J.: Visual perception of direction when voluntary saccades occur. II. Relation of visual direction of a fixation target extinguished before a saccade to a subsequent test flash presented before the saccade. *Perception and Psychophysics* 8, 9 - 14 (1970)

Matin, L., Pearce, D.G.: Visual perception of direction for stimuli flashed during voluntary saccadic eye movements. *Science* 148, 1485 - 1488 (1965)

Matin, L., Pearce, D.G., Matin, E., Kibler, G.: Visual perception of direction: roles of local sign, eye movements and ocular proprioception. *Vision Res.* 6, 453 - 569 (1966)

Matin, L., Picoult, E., Stevens, J.K., Edwards, M.W. Jr., Young, D., MacArthur, R.: Oculoparalytic illusion: Visual field dependent spatial mislocations by human partially paralyzed with curare. *Science* 216, 198 - 201 (1982)

Matin, L., Stevens, J.K., Picoult, E.: Perceptual consequences of experimental extraocular muscle paralysis. In: Hein, A., Jeannerod, M.: *Spatially oriented behavior*. New York: Springer 1983, pp. 243 - 262

Mays, L.E., Sparks, D.L.: Dissociation of visual and saccade related responses in superior colliculus neurons. *Journal of Neurophysiol.* 43, 207 - 232 (1980)

- Monakow, C.v.: Über den gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Großhirn. *Erg. Physiol.* 1, II. Abt., 534 - 665 (1902)
- Ohrwall, H.j.: Die Bewegungen des Auges während des Fixierens I. *Skand.Arch.Physiol.* 27, 65 - 86 (1912). Die Bewegungen des Auges während des Fixierens II, ebd. 304 - 314
- Peter, W. Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Objektruhe bei Blickbewegungen. Dissertation Dr.rer.nat. Universität Frankfurt/Main, 1925 73 p
- Purkinje, J.: Beobachtungen und Versuche zur Physiologie der Sinne II.: Neue Beiträge zur Kenntniss des Sehens in subjectiver Hinsicht. Berlin, G. Reimer 1825a, 192 p.
- Purkinje, J.: Über die Scheinbewegungen, welche im subjektiven Umfange des Gesichtesinnes vorkommen. *Bull. der naturwissenschaftlichen Sektion der Schlesischen Gesellschaft.* IV, p 9 - 10 (1825/b)
- Richards, W.: The fortification illusion of migraine. *Scient. Amer.* 224, 89 - 96 (1971)
- Robinson, D.A.: Models of the Saccadic Eye Movement Control System. *Kybernetik* 14, 71 - 83 (1973)
- Schiller, P.H., Koerner, F.: Discharge characteristics of single units in superior colliculus of alert rhesus monkey. *Journal of Neurophysiol.*, 34, 920 - 936 (1971)

Schumann, F.: Beiträge zur Analyse der Gesichtswahrnehmungen Z.f.Psychologie u. Physiol. d. Sinnesorgane. 30, 241 - 291 u. 321 - 339 (1902)

Schwarz, O.: Bemerkungen über die von Lipps und Cornelius besprochene Nachbilderscheinung. Z.f.Psychol. u. Physiol. der Sinnesorgane 3, 398 - 404 (1892)

Sherrington, C.S.: Observations of the sensual role of the proprioceptive nerve supply of the extrinsic eye muscles Brain 41, 332 - 343 (1918)

Sherrington, Ch.: Tozer, F.: Receptors and afferents of the third, fourth and sixth cranial nerves. Proc. Roy.Soc. Vol. 82, p. 450 (1910)

Sparks, D.L., Mays, L.E.: Role of the monkey superior colliculus in the spatial localisation of saccade targets. In: Hein, A., Jeannerod, M.: Spatially oriented behavior. Springer: New York (1983) p 63 - 85

Sperry, R.W.: Neural basis of the spontaneous optokinetic response produced by visual inversion. J.Comp.Physiol.Psychol. 43, 482 - 489 (1950)

Trevarthen, C.: Two mechanisms of vision in primates. Psychologische Forschung, 31, 299 - 337 (1968)

Stark, L.: Control system for versional eye movements. In Control of Eye Movements (edited by Bach y Rita, Collins and Hyde) (see especially Fig. 24p.396, with respect to saccadic suppression of pattern recognition.) Academic Press, New York (1971)

- Uexküll, J. von: Theoretische Biologie Berlin: Springer 1920
- Volkman F., Schick, A. and Riggs, L.: Time course of visual inhibition during voluntary saccades. J.opt.Soc.Am. 58, 562 - 569 (1968)
- Waespe, W., Henn, V.: Neuronal activity in the vestibular nuclei of the alert monkey during vestibular and optokinetic stimulation. Exp. Brain Res. 27, 523 - 538 (1977a)
- Waespe, W., Henn, V.: Vestibular nuclei activity during optokinetic after nystagmus (OKAN) in the alert monkey. Exp. Brain Res. 30, 323 - 330 (1977b)
- Weizsäcker, V.v.: Der Gestaltkreis, dargestellt als psychophysiologische Analyse des optischen Drehversuches. Pflügers Archiv 231, 630 - 661 (1933)
- Weizsäcker, V.v.: Wahrheit und Wahrnehmung. Verlag Koehler u. Amelung, Leipzig, Vortrag vor der dt. philosophischen Gesellschaft zu Leipzig, 1943
- Westheimer, G.: Mechanism of saccadic eye movements. Arch. Ophthalm. 52, 710 - 723 (1954)
- Westheimer, G.: Eye movement responses to a horizontally moving visual stimulus. Arch. Ophthalm. 52, 932 - 941 (1954)
- Zee, D.S., Optican, L.M., Cook, J.D., Robinson, D.A., Engel, W.: Slow saccades in spinocerebellar degeneration. Archives of Neurology, 33, 243 - 251 (1976)
- Zuber, B., Stark, L., Lorber, M.: Saccadic suppression of the pupillary light reflex. Expl. Neurol. 14, 351 - 370 (1966)

Danksagung

Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser, Leiter der Abteilung für Experimentelle Neurophysiologie an der Freien Universität Berlin, gilt mein besonderer Dank für seine Unterstützung und seine zahlreichen Anregungen, die diese Arbeit in besonderem Maße geprägt haben.

Herrn Dr. F. Behrens sei für die Einführung ins Experimentieren, Herrn Dipl. Ing. L. Weiß für die Computerprogrammierung sowie für ihre ständige Hilfsbereitschaft herzlichst gedankt.

Mein Dank gilt ebenfalls allen Versuchspersonen, die sich aus Gefälligkeit zur Verfügung gestellt haben.

L E B E N S L A U F

Am 5.8.1948 wurde ich in Rasko Polje (Jugoslawien) geboren. Volksschule und Humanistisches Gymnasium besuchte ich in Dakovo und Zagreb, wo ich 1969 das Abitur ablegte. An der Universität München begann ich 1969 mit dem Studium der Philosophie, 1971 machte ich mein Philosophicum. Wegen des beabsichtigten Medizinstudiums konnte ich aufgrund der gültigen Rechtslage mein erstes Studium nicht abschließen. 1973 begann ich mit dem Medizinstudium an der Universität München, das ich 1979 mit dem Staatsexamen abschloß.

Von 1980 - 1982 war ich als Assistenzarzt in verschiedenen Bereichen der Medizin tätig, davon 14 Monate im Institut für Anästhesiologie und Intensivmedizin der FU Berlin im Klinikum Steglitz. Von 1983 - 1984 arbeitete ich als wissenschaftlicher Mitarbeiter im Physiologischen Institut der FU Berlin, Abteilung Neurophysiologie, bei Herrn Prof. Dr. O.-J. Grüsser, mit dessen Unterstützung ich die vorliegende Arbeit anfertigen konnte.

Z.Z. bin ich als wissenschaftlicher Mitarbeiter in der Augenklinik der FU Berlin im Klinikum Charlottenburg bei Herrn Prof. Dr. J. Wollensak tätig.

